АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

№ 176

ТОМ 59

5

МАЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1974

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 59 (1974) № 5

Адрес редакции «Ботанического журнала»:
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.
Корректоры *Н. З. Петрова* и *В. А. Пузиков*

Сдано в набор 5 II 1974 г. Подписано к печати 16/IV 1974 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Печ. л. $9^1/_2 = 14$ усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16. Тип. зак. 938. М-08206. Тираж 2646.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 58 (47+57)

250 ЛЕТ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В АКАДЕМИИ НАУК СССР И УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ

THE 250-TH ANNIVERSARY OF BOTANICAL RESEARCH IN THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE U.S.S.R. AND THE CONCEPTION OF BIOSPHERE

Одним из величайших обобщений естествознания XX века явилось учение о биосфере, связанное с именем нашего замечательного соотечественника В. И. Вернадского. Оно заставило совершенно по-новому оценить космическую роль живой материи и, соответственно, растительного мира нашей планеты как важнейшего компонента биосферы. Огромная значимость этого учения стала общепризнанной только теперь, в эру научно-технической революции, когда на процессах, происходящих в биосфере, с особенной силой начали сказываться последствия человеческой деятельности. Если на первых этапах научно-технической революции казалось, что зависимость человека от современного органического мира Земли непрерывно ослабевает и что биосферу сменит в скором будущем техносфера, то теперь осталось очень мало ученых, разделяющих подобные наивно оптимистические взгляды. Широко распространились и стали в какой-то степени модными прямо противоположные, глубоко пессимистические представления о неизбежной гибели биосферы и как об естественном следствии этого — гибели человечества, по-существу его самоубийстве.

Но обе эти концепции в равной мере несостоятельны. Усилия ученых всего мира, в особенности стран, живущих в условиях социалистического общественного строя, направлены на выработку такого комплекса мероприятий, который позволил бы, не снижая темпов научно-технической революции, свести к минимуму ее отрицательное воздействие на биосферу, обеспечить не только сохранение, но и расширяющееся воспроизводство ее биологических ресурсов. Постановка такой, хотя и достаточно трудной, но выполнимой задачи, формулируемой сейчас как проблема «Человек и биосфера», заставляет по-новому подойти к оценке удельного веса и социального значения системы биологических наук, включая ее ботанические разделы. В результате этого старейшие научные дисциплины переживают вторую молодость, они попадают в центр общественного внимания, становятся одним из решающих факторов в жизни человечества.

В эти дни, когда мы подводим итоги всей 250-летней деятельности Академии наук СССР, в том числе ее роли в развитии ботанических дисциплин, вероятно, важнее всего хотя бы в самых общих чертах проанализировать вклад ботаников Академии в учение о биосфере, оценить их заслуги именно в таком плане.

Не излагая общеизвестных фактов из истории Академии наук, напомним только, что начало ботанических исследований в нашей стране связано с основанием Академии, хотя в силу некоторых исторических обстоятельств получилось так, что оба будущих центра развития ботаники в России возникли на десять лет раньше самой Академии. Речь идет об Аптекарском огороде, преобразованном в 1823 г. в Петербургский ботанический сад, и о Кунсткамере, из которой в 1824 г. вычленился академический Ботанический музей.

Коренная реорганизация ботанических исследований в Академии наук СССР осуществилась только в 30-х годах нашего века, в период ее социалистической перестройки. Во-первых, в 1931 г. произошло слияние Ботанического сада и Ботанического музея в единый Ботанический институт АН СССР в Ленинграде, обладающий самым мощным коллективом ботаников Советского Союза и ставший головным — организующим и координирующим — ботаническим учреждением страны. Во-вторых, с переводом в 1934 г. большей части Академии в Москву началось формирование московских ботанических учреждений, в том числе Главного ботанического сада. В-третьих, начался продолжающийся до сих пор интенсивный процесс создания филиалов, баз, отделений, научных центров в союзных и автономных республиках и в ряде районов РСФСР. В результате образовались новые центры ботанической мысли, в том числе и очень мощные, вне Ленинграда и Москвы.

Организация и география нашей науки стали совершенно иными, чем они были, скажем, к моменту празднования 200-летия Академии. Иными стали масштабы исследований, существенно изменилось содержание работ.

Хотя уже в XIX веке вследствие создания сети университетов и специализированных высших учебных заведений, сделавших очень много для развития ботаники, монополия Академии наук в ботанических исследованиях перестала существовать, ее ведущая роль не уменьшилась. Такое положение сохраняется и сейчас. Академию наук СССР часто называют штабом советской науки. Это определение справедливо, но не полно. Академия в ее современном виде не только штаб науки, она составляет ее главную ударную силу, армию, сражающуюся на направлении главного удара. А проблема «Человек и биосфера» как раз и находится на таком направлении.

Перейдем к основному, что сделано ботаниками Академии наук СССР для развития учения о биосфере.

Прежде всего их усилия были направлены на познание систематического состава растительного мира нашей страны и географического распространения составляющих его таксонов. Именно с этого начались исследования наших первых академиков-ботаников в XVIII веке, этому служили знаменитые академические экспедиции, с этой целью создавались замечательные по своему богатству научные коллекции, ныне составляющие законную гордость советских ботаников.

Хотя эти работы начались значительно раньше, чем возникло понятие биосферы, их результаты вошли неотъемлемой составной частью в наши современные представления о ней. Без конкретных знаний о тех растениях, которые составляют фитогеосферу, учение о биосфере неизбежно носило бы слишком абстрактный, в какой-то степени натурфилософский характер.

Особенно большие успехи достигнуты в области изучения флоры высших растений. Речь идет не только о самом монументальном флористическом сочинении нашего века — 30-томной «Флоре СССР» вместе с только что изданным «Сводом дополнений и изменений» к ней. Этот труд, завершив определенный этап в истории отечественной флористики, стимулировал дальнейшее развитие исследований в данном направлении, в частности, создание серии республиканских флор, «Арктической флоры СССР», «Растений Центральной Азии», «Флоры европейской части СССР» и др. Сюда же примыкают, правда, еще немногочисленные публикации ареалов видов высших растений.

Несмотря на имеющиеся пробелы (в особенности в отношении региональных определителей), благодаря усилиям в первую очередь академических ботаников наша страна в области флористики сосудистых растений занимает одно из первых мест в мире. Гораздо хуже обстоит дело с изучением флоры низших растений и мохообразных. Хотя эти группы растений играют исключительно большую роль в жизни биосферы, систематическое изучение их началось со значительным опозданием, и здесь мы еще очень далеки от того этапа, на котором находится флористика сосудистых ра-

стений. Впереди предстоит огромная работа. Но нас не может не радовать одно — то, что сделано за последние десятилетия, несравнимо с работами первых двух веков существования Академии наук — ни в количественном, ни в качественном отношениях. Десятки монографий отдельных групп низших растений, разнообразные определители — все это составляет существенный вклад в мировую ботанику. Специально могут быть указаны такие капитальные, хотя еще далекие от завершения, труды, как «Определитель пресноводных водорослей СССР» в 14 выпусках и «Определитель лишайников СССР» в 8 выпусках.

Учитывая, что наша страна занимает одну шестую часть всей поверхности суши, роль отечественной ботаники в познании систематики и географии таксонов, входящих в состав фитогеосферы планеты, представляется особенно внушительной.

Очень существенно, что со второй половины XIX века систематика становится все более эволюционной, переходит к анализу истории таксонов в связи с историческими изменениями биосферы. Этот процесс преобразования систематики, начавшийся с изучения эволюции более мелких таксонов, в XX веке привел к построению крупных филогенетических систем, охватывающих все высшие растения. Системы, родившиеся в Академии наук, нашли широкое признание и в нашей стране и за ее рубежами. Их успех в значительной степени основан на том расцвете морфологических исследований, особенно в области эволюционной морфологии растений (включая эмбриологию и анатомию), свидетелями которого мы являемся.

На ботаническом материале были сформулированы некоторые глубокие обобщения, оказавшие большое влияние на развитие эволюционной мысли вообще. Укажем хотя бы на такие, как теория гетерогенезиса, представление о роли симбиоза в эволюции органического мира, учение о центрах видообразования, выяснение эволюционного значения неотении, теория эволюции кариотипов и т. д.

Исторический подход к проблеме фитогеосферы, естественно, особенно отчетливо проявился в палеоботанических работах, начатых учеными-одиночками в XIX веке и продолжаемых сейчас крупными коллективами. В этих работах нашли отражение оба важнейших аспекта — и анализ истории отдельных таксонов разного ранга, и анализ эволюции флористических комплексов. Последнее направление тесно примыкает к исторической географии растений, также получившей широкое развитие в Академии наук.

Сейчас наши палеоботаники подошли к очень важному этапу своей деятельности — составлению фундаментальной критической сводки «Ископаемые цветковые растения СССР» в 7 томах, первый из которых уже печатается.

Изучение растительного покрова нашей Родины явилось второй крупнейшей задачей ботаников России, и в этом отношении было сделано очень многое уже в XVIII и в первой половине XIX века. Но переломным моментом стало появление в конце XIX века представления о растительном сообществе (фитоценозе) как природном единстве. Это был важнейший шаг в направлении к современному учению о биосфере, так как тем самым создавались условия для конкретного анализа хода биогеохимических процессов в конкретных точках земной поверхности. Но полностью была осознана связь между ботаникой и учением о биосфере лишь после того как в 30-х годах нашего века было сформулировано понятие биогеоценоза (экосистемы) как элементарной структуры биосферы и обоснована необходимость развивать биогеоценологию как особую научную дисциплину.

Вклад Академии наук в развитие этого раздела учения о биосфере исключительно велик. Он основан на многолетних экспедиционных исследованиях, охвативших почти всю территорию нашей страны и многие зарубежные страны, а также на стационарных работах, получивших особый размах в последние десятилетия.

Создан ряд региональных обзорных монографий, а также монографий, посвященных отдельным типам растительности: тундре, лесам, болотам, лугам, степям, пустыням. Вскрываются механизмы взаимоотношений

между компонентами биогеоценозов, причем ботаники, естественно, сосредоточивают свои усилия на растительном компоненте в обеих его фазах: автотрофной и гетеротрофной. Особое внимание в последние годы уделяется проблеме биологической продуктивности. В условиях научно-технической революции огромное значение приобрели следующие вопросы, рассматриваемые в географическом аспекте: изучение факторов, которые лимитируют образование биомассы (фитомассы в исследованиях ботаников) или же могут стимулировать его, и определении потенциальной и реальной величины фитомассы. Требует серьезного анализа и соотношение между биологической и хозяйственной продуктивностью. Эти вопросы стали центральными для Международной биологической программы. Исследования по этой программе проводились под руководством Академии наук.

Характернейшей приметой современной геоботаники служит ее «физиологизация», привлечение физиологов и биохимиков к анализу структурно-функциональных особенностей фитоценозов. Без их участия и без применения физиологических методов невозможно сколько-нибудь успешно изучать те сложные процессы обмена вещества и энергии, которые осуществляются в экосистемах. Вопросы развития физиологии и биохимии растений лежат за пределами настоящей статьи, но подчеркнуть наличие самых тесных связей между всеми научными дисциплинами, объектом исследования которых является растение, совершенно необходимо.

Большую роль в географическом анализе фитогеосферы играет картографический метод. В этом направлении успехи советских ботаников, работающих в Академии наук, получили мировое признание. Особенно впечатляющи успехи в области мелкомасштабного (обзорного) картографирования. До сих пор непревзойденной остается «Геоботаническая карта СССР» в масштабе 1:4000 000 с двухтомным пояснительным текстом к ней «Растительный покров СССР». Это пока еще наиболее полный и исчерпывающий обзор растительности Советского Союза в целом, но уже завершается составление «Карты растительности европейской части СССР» в масштабе 1 : 2 500 000 и интенсивно ведутся работы с аналогичными картами для всей территории страны. Их завершение будет означать новый этап в развитии мировой ботанической картографии.

Человек в своей хозяйственной деятельности имеет дело как с растительными группировками в целом (луга, леса, болота), что находит отражение в возникновении ряда специальных дисциплин с прикладной направленностью (луговедение, лесоведение, болотоведение), так и с отдельными видами растений. Изучение культурных растений является задачей прежде всего научных учреждений Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина и в гораздо меньшей степени — учреждений Академии наук СССР. Другое дело — дикорастущие полезные растения. Они входят в сферу интересов академической ботаники, в частности — специалистов в области ботанического ресурсоведения. Ресурсоведческая тематика, которая всегда была представлена в Академии наук, с подлинно государственным размахом стала разрабатываться в последние 40—50 лет. Задачи ее менялись в зависимости от конкретных потребностей на определенных этапах хозяйственного строительства, но практическая целеустремленность ботаников-ресурсоведов сохранялась неизменно.

Здесь же уместно упомянуть работы по интродукции растений, сосредоточенные преимущественно в ботанических садах.

В настоящее время во всех разделах ботаники, имеющих более или менее прямое отношение к изучению биосферы, все сильнее выдвигаются на первый план природоохранительные аспекты проблемы. Рациональное использование и преобразование растительного мира предусматривает как обязательное условие сохранение и воспроизводство его ресурсов. Ведь человеку растение нужно как воздух хотя бы потому, что без растений не будет и воздуха! Ярким проявлением внимания к проблеме охраны природы служит завершение под эгидой Всесоюзного ботанического общества работы над «Красной книгой», представляющей собой научно аргумен-

тированный перечень видов, произрастающих в Советском Союзе и подлежащих, по компетентному мнению ботаников, государственной охране.

Очень весом вклад ботаников, работавших или работающих в Академии наук СССР (или же так или иначе связанных с нею), в учение о биосфере и в разработку основанных на этом учении практических рекомендаций. Назвать всех их невозможно, перечислить хотя бы основные имена — очень трудно. Но все же нельзя не упомянуть некоторые из них — имена тех членов Академии, которые особенно обогатили наши знания о растениях.

Среди академиков XVIII века должны быть названы И. Г. Гмелин, С. Г. Гмелин, И. Г. Кёльрейтер, С. П. Крашенинников, И. И. Лепехин, П. С. Паллас.

Из ботаников XIX века упомянем А. Н. Бекетова, И. П. Бородина, А. А. Бунге, М. С. Воронина, С. И. Коржинского, К. Ф. Ледебура, К. И. Максимовича, К. А. Мейера, К. Е. Мерклина, Ф. И. Рупрехта, Р. Э. Траутфеттера, К. А. Триниуса, А. С. Фаминцына, О. А. Федченко, Ф. Б. Фишера, Э. И. Эйхвальда.

Из числа ученых XX века надо назвать В. М. Арнольди, П. А. Баранова, Н. А. Буша, Н. И. Вавилова, А. Я. Гордягина, А. А. Гроссгейма, М. Д. Залесского, Б. А. Келлера, Б. М. Козо-Полянского, В. Л. Комарова, А. Н. Криштофовича, П. Н. Крылова, Н. И. Кузнецова, В. Ф. Купревича, Г. А. Левитского, С. Г. Навашина, Н. А. Наумова, В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова, Б. К. Шишкина, А. А. Ячевского.

Все это ученые разных рангов, но их имена навсегда остались в истории ботаники.

Всесоюзное ботаническое общество может гордиться тем, что оно с момента своего основания входит в систему Академии наук, находится при Академии. Еще больше оснований у него гордиться тем, что за все годы после Великой Октябрьской социалистической революции ни одно более или менее значительное мероприятие в области ботаники, осуществленное Академией наук, не проходило без участия нашего Общества. Объединяя всех ботаников Советского Союза, независимо от их квалификации и ведомственной подчиненности, Всесоюзное ботаническое общество тем самым делает их причастными к Академии наук СССР и к большой академической науке. Поэтому мы можем с полным основанием говорить о том, что 250-летие Академии наук СССР — это действительно праздник всех советских ботаников, всех нас.

УДК 581.331.2 : 582.475

Л. А. Куприянова и М. В. Литвинцева

ГРУППА *CEMBRA* РОДА *PINUS*, ЕЕ ОБЪЕМ И СВЯЗИ ПО ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

L. A. KUPRIANOVA AND M. V. LITVINTZEVA. THE GROUP *CEMBRA* OF THE GENUS *PINUS*, ITS VOLUME AND CONNECTIONS ACCORDING TO PALYNOLOGICAL DATA

В статье даны описания пыльцевых зерен восьми видов сосен. Пыльца этих видов группируется в три типа: I тип Cembra (*Pinus cembra* L., *P. sibirica* Du Tour, *P. pumila* (Pall.) Regel); II тип Koraiensis (*P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. armandii* Franch.); III тип Strobus (к нему относятся исследованные нами *P. strobus* L., *P. albicaulis* Engelm. и *P. flexilis* James). Обнаружен значительный процент деформации пыльцы кедровых сосен, обычно составляющий не менее 20%. В районах Байкальской Сибири деформация достигает 70—90%, особенно в местах наложения ареалов, что, вероятно, должно отражаться на семенной продуктивности.

Некоторые биометрические данные сведены в графики, которые показывают параллельную изменчивость признаков пыльцы.

Сосновые (и особенно кедровые сосны) являются характерными растениями таежной растительности. Обилие находок ископаемой пыльцы кедров на территории всей Евразии указывает на еще более значительную роль их в растительном покрове этой территории во второй половине третичного и в четвертичное время.

Кедры, как и все роды сосновых (*Tsuga*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Cedrus* и *Cembra*), ботаники прошлых столетий относили к роду *Pinus* (Linnaeus, 1753; Endlicher, 1847; Ledebour, 1849—1851). Однако чешский систематик Опиц (Opiz, 1852) еще в прошлом веке считал *Cembra* самостоятельным родом. В монографиях и флорах нашего столетия все перечисленные роды сосновых принимаются как самостоятельные, лишь кедр (*Cembra*) обычно рассматривается как секция или даже подсекция рода *Pinus* (Shaw, 1914; Pilger, 1926, и др.). В последней монографии, посвященной систематике и географии рода *Pinus*, Кричфилд и Литтл (Critchfield a. Little, 1966) все виды кедров включили в подсекцию *Cembra* секции *Strobus* подрода *Strobus*.

Число видов, относимых в группу *Cembra*, у разных систематиков различно. Одни к этой группе относят три вида: *P. cembra* L. s. l., *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. и *P. albicaulis* Engelm., причем *P. cembra* рассматривается в широком его объеме и включает европейский *P. cembra* L. s. s., сибирский *P. sibirica* Du Tour, восточносибирский и дальневосточный — *P. pumila* (Pall.) Regel. Другие сближали *P. cembra* L. с китайским видом *P. armandii* Franch. и североамериканским *P. flexilis* James.

Одной из задач нашей работы было выяснение морфологических особенностей пыльцы типового вида группы — *P. cembra* L. s. s. и близких ему видов, которые когда-либо относили к этой группе. Необходимо было также выявить морфологические признаки пыльцы, характеризующие группу *Cembra* в целом, что позволило бы отделить от нее пыльцу видов, сюда не относящихся.

Среди первых исследований по морфологии пыльцы группы *Cembra* обращает на себя внимание обработка М. Х. Моносзон-Смолиной (1949),

где подробно описана пыльца *Pinus sibirica*, *P. pumila* и *P. koraiensis* и применен метод вариационной статистики. Затем В. В. Зауер (1950) дала краткие описания и изображения тех же видов в книге «Пыльцевой анализ». Морфологии пыльцы *P. pumila* посвящена специальная статья Г. Г. Карташевой (1968). В противоположность мнениям двух предыдущих исследователей она приходит к выводу, что пыльца *P. pumila* настолько изменчива, что определения ее из отложений практически невозможны.

В отечественных работах отсутствуют описания пыльцы европейского кедра — *P. cembra*, типового вида группы. Очень краткие описания пыльцы этого вида можно найти только у европейских авторов. Первые детальные описания пыльцы *P. cembra* дал чешский исследователь Хира (Chira, 1964). Он описывает пыльцу некоторых видов сосен, интродуцированных в Арборетуме Млыняны, и, кроме пыльцы европейского кедра, из интересующих нас видов, дает описания пыльцы *P. koraiensis* и *P. flexilis*. В работе М. А. Петросьянц (1967) дана палинологическая характеристика секции *Cembra* и сведены данные по пыльце шести видов. Результаты всех перечисленных работ не дают ясного представления о типе пыльцы кедровых сосен.

Публикации об ископаемых находках *P. cembra* L. s. s. сравнительно редки. Известна точно определенная пыльца этого вида из четвертичных отложений Западных Альп (Firbas, 1923). Кроме того, истории кедра в Польше посвящена статья Щепанека (Szczepanek, 1971), в которой имеется перечень находок (древесин, семян и пыльцы) на территории Польши. Возраст находок пыльцы датирован радиоуглеродом и насчитывает от 10 300 до 40 000 лет. Автор приходит к выводу, что кедр в Центральной Европе появился на границе третичного и четвертичного времени. Последняя дизъюнкция привела к дифференциации европейской и сибирской кедровых сосен.

Ископаемая пыльца *P. sibirica* определялась многократно из четвертичных и реже из третичных отложений. Особенно интересны определения ископаемой пыльцы сибирского кедра с территории Русской равнины. Она была найдена в межледниковых отложениях бассейнов рек Хопра, средней и нижней Волги и Оки (Гричук, 1952; Лопатников, 1959; Ушко, 1959; Москвитин, 1965). Эти находки удалены от западной границы современного ареала вида более чем на 1000 км. В. И. Хомутова (Колесникова и Хомутова, 1972) обнаружила пыльцу, сходную с *P. sibirica* в среднем плейстоцене Калининской области. Большой интерес представляют находки пыльцы *P. sibirica* за полярным кругом на п-ове Ямал и Тазовском полуострове, в отложениях голоцена (Нейштадт, 1957), а также в каменном льду на о. Котельном (Гричук и Федорова, 1956). Пыльца сибирского кедра была обнаружена в пище березовского мамонта (Куприянова, 1957); возраст мамонта датируется радиоуглеродом около 30 000 лет. Местонахождение березовского мамонта удалено от восточной границы современного ареала *P. sibirica* на 1000 км.

Судя по местонахождениям ископаемой пыльцы сибирского кедра, ареал этого вида еще в четвертичное время был гораздо более обширным, он захватывал всю территорию Русской равнины, значительно простирался на север, за полярный круг и на восток Сибири.

Наиболее древние, известные нам третичные местонахождения *P. sibirica* относятся к плиоцену Русской равнины (Кузнецова, 1964; Ананова, 1966).

Самые древние ископаемые пыльцевые зерна из группы *Cembra* были описаны Е. Д. Заклинской (1957) как виды из палеогена Павлодарского Прииртышья и северного Приаралья. Все эти виды снабжены описаниями и микрофотографиями. Морфология их разнообразна. Нам представляется, что большинство из них принадлежит соснам подрода *Strobus*.

Ископаемая пыльца *P. pumila* и *P. koraiensis* отмечалась сравнительно редко, их находки в основном накладываются на современные ареалы видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Пыльцевой материал был отобран из гербария Ботанического института АН СССР (БИН), небольшая часть получена из Сибирского института физиологии и биохимии растений (Иркутск). Нами собрана пыльца *P. koraiensis* в Супутинском заповеднике и Хабаровском дендрарии. Пыльца

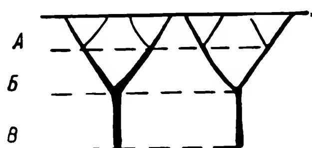


Рис. 1. Схема строения ячей воздушных мешков.

А — мелкие ячеи верхнего уровня; Б — средние ячеи среднего уровня; В — крупные ячеи нижнего уровня.

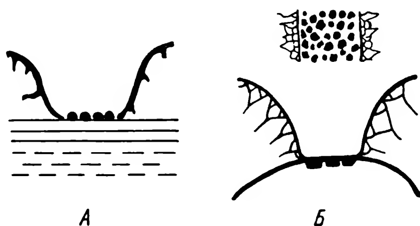


Рис. 2. Схематическое изображение лептомы и бугорков.

А — по Уено (Ueno, 1960); Б — по данным авторов статьи.

многих видов сосен была получена нами от проф. Е. Г. Боброва, пыльца *P. cembra* — от д-ра Л. Стухлика из Польши и от И. В. Вайнагия из Карпат, а пыльца *P. albicaulis* от проф. В. Б. Кричфилда из США, за что авторы выражают им свою благодарность.

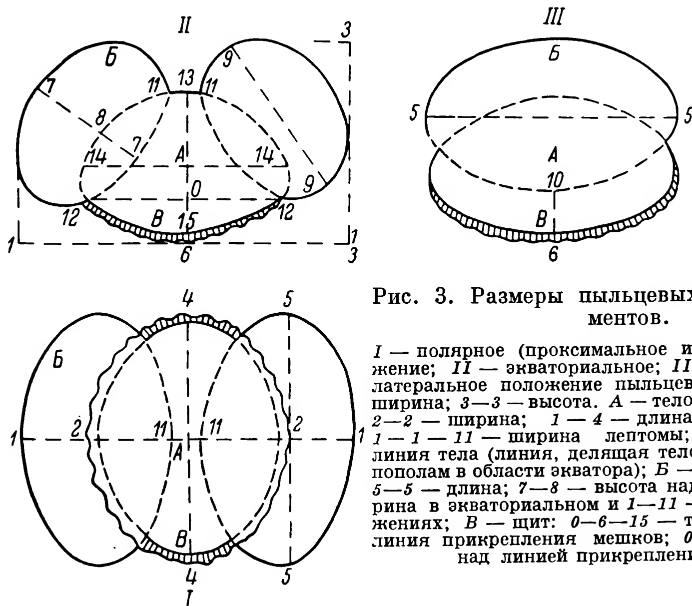


Рис. 3. Размеры пыльцевых зерен и их элементов.

I — полярное (проксимальное и дистальное) положение; *II* — экваториальное; *III* — экваториально-латеральное положение пыльцевого зерна: *1 — 1* — ширина; *3—3* — высота. *А* — тело пыльцевого зерна: *2—2* — ширина; *1 — 4* — длина; *6—13* — высота; *1 — 1 — 11* — ширина лептомы; *14—14* — средняя линия тела (линия, делящая тело пыльцевого зерна пополам в области экватора); *Б* — воздушные мешки: *5—5* — длина; *7—8* — высота над телом; *9—9* — ширина в экваториальном и *1—11* — в полярном положениях; *В* — щит: *0—6—15* — толщина; *12 — 12* — линия прикрепления мешков; *0—6* — высота щита над линией прикрепления мешков.

Обработка пыльцы производилась двумя методами: ацетолизным и спиртовым с последующим окрашиванием основным фуксином. Все постоянные препараты хранятся в споротеке БИНа.

Некоторые морфологические особенности структуры экзины сосновых, согласно новым исследованиям, представляются иначе, чем раньше. Так, например, исследования Кампо (Campo, 1971; Campo et Sivak, 1972) показали, что стенки ячей у пыльцы сосновых сплошные, а не стерженьковые, как у пыльцы покрытосемянных. Кампо предлагает называть ячеи сосновых, в отличие от ячей покрытосемянных, альвеолами. Так как поверхность пыльцевых зерен сосновых выглядит в плане сетчатой, со-

стоящей из ячей, мы продолжаем использовать термины «сетка» и «ячеи», но при этом разделяем мнение Кампо о своеобразии строения сетки и ячей сосновых. При рассмотрении сетки воздушных мешков прослеживаются мелкие ячеи верхнего уровня и крупные — нижнего (рис. 1). Иногда видны еще и ячеи среднего уровня, обычно же они незаметны.

Среди палинологов распространено мнение, что бугорки лептомы расположены на ее наружной поверхности (Ueno, 1960). Мы выяснили, что бугорки располагаются на внутренней стороне лептомы, образуя плоские выросты мембраны (рис. 2).

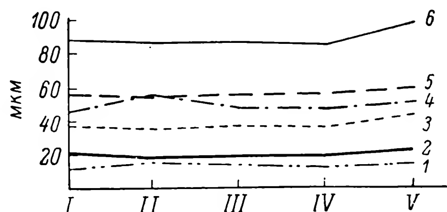


Рис. 4. Изменчивость признаков пыльцы *Pinus cembra* L. из различных местонахождений.

I — Альпы, Италия; *II* — Альпы у Зальцбурга, Австрия; *III* — Альпы, Бавария; *IV* — Карпаты, Венгрия; *V* — Черногора, Закарпатская Украина. Обозначения к рис. 4—7: *1* — высота щита над линией прикрепления мешков; *2* — высота воздушных мешков; *3* — ширина воздушных мешков в экваториальном положении; *4* — длина тела; *5* — ширина тела; *6* — ширина пыльцевого зерна (размеры в микронах).

Существенной особенностью пыльцы сосновых являются размеры всего зерна и отдельных его элементов. Было предложено несколько систем измерений для пыльцевых зерен с воздушными мешками (Моносзон-Смолина, 1949; Campo-Duplan, 1950; Зауер, 1950, 1954; Болховитина, 1952; Erdtman, 1954, 1957; Заклинская, 1957; Петросьянц, 1967, и др.). Нами принята система Эрдтмана с небольшими изменениями. Как указывает А. Н. Сладков (1967), этот метод измерений принципиально более правильный. Некоторые параметры и обозначающие их термины, использованные нами, не полностью соответствуют эрдтмановским. Например, использованный нами термин «длина пыльцевого зерна» обозначается Эрдтманом как «глубина» (depth), «длина воздушного мешка» у Эрдтмана обозначена как «ширина» (breadth), «ширина воздушного мешка» соответствует его «глубине» (depth). Более детально обсуждение этого вопроса можно найти в книге Сладкова (1967). Измерения пыльцевых зерен в препаратах производились согласно прилагаемой схеме (рис. 3).

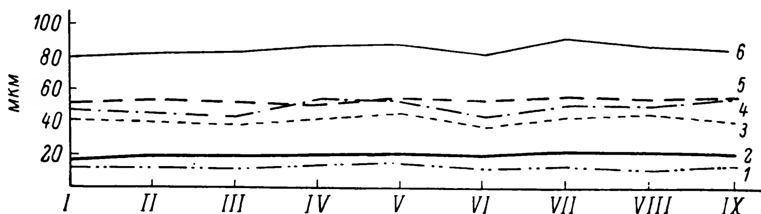


Рис. 5. Изменчивость признаков пыльцы *Pinus sibirica* Du Tour из различных местонахождений.

I — Игарка; *II* — бассейн р. Кети; *III* — окрестности Томска; *IV* — Алтай; *V* — окрестности Красноярска; *VI* — бассейн рек Сыды, Сисима и Маны; *VII* — Байкал, пос. Култук; *VIII* — Байкал, п-ов Св. Нос; *IX* — Становое нагорье.
Обозначения те же, что на рис. 4.

Многочисленные измерения, произведенные нами, могли бы явиться предметом отдельного исследования; в этой работе они были использованы только в описаниях, в которых даны наиболее часто и редко встречающиеся размеры, и, кроме того, среднее арифметическое, полученное на основании измерений пыльцевых зерен из разных местонахождений в пределах всего ареала. Эти измерения позволили построить графики изменчивости видов сосен по признакам пыльцы. Выбранные нами признаки пыльцы имеют систематическое значение. На графиках видно, что наибольшая изменчивость признаков пыльцы приходится на районы

Байкальской Сибири. Тип графиков, предложенный авторами статьи, в палинологии используется, по-видимому, впервые. На оси ординат отложены размеры отдельных элементов, выраженные в микронах, на оси абсцисс указаны географические пункты, откуда была собрана пыльца (эти пункты распределены по наибольшей протяженности ареала). На графиках

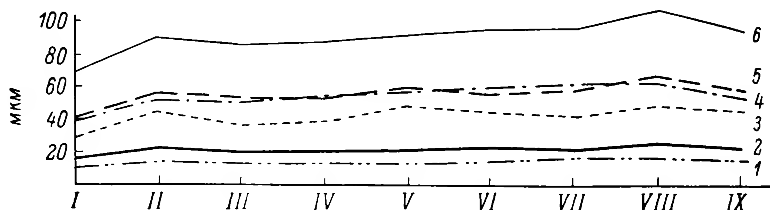


Рис. 6. Изменчивость признаков пыльцы *Pinus pumila* (Pall.) Regel из различных местонахождений.

I — Камчатка; *II* — Магаданская обл.; *III* — Вост. Верхоянье; *IV* — Экимчан (Селемджинско-Буреинский р-н); *V* — хр. Удокан; *VI* — хр. Баргузинский; *VII* — Байкал, бухта Сосновка; *VIII* — Чикой; *IX* — хр. Хамар—Дабан.
Обозначения те же, что на рис. 4.

ясно прослеживается основная закономерность, выражающаяся в сопряженной изменчивости признаков и представленная рядом параллельных кривых. Наименее изменчива пыльца у *P. cembra*, это проявляется в пологой волнистости кривых (рис. 4). Для пыльцы типа Cembra (рис. 4, 5, 6) характерно, что кривые ширины и длины тела и высоты пыльцевого

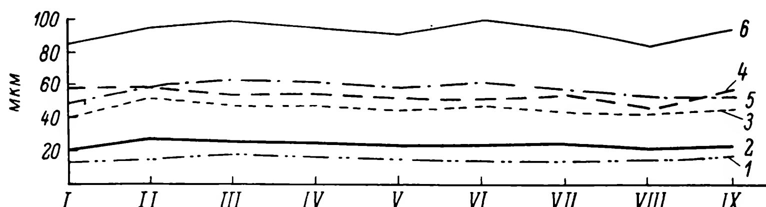


Рис. 7. Изменчивость признаков пыльцы *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. из различных местонахождений.

I — остров на оз. Чукчагирском; *II* — водораздел Хор-Амур, р. Мухень; *III* — Хабаровск, дендрарий; *IV* — Сучан; *V* — Супутинский заповедник, верховье р. Майхэ; *VI* — Супутинский заповедник, центральная усадьба; *VII* — Супутинский заповедник, Миронов ключ, сев. склон; *VIII* — Супутинский заповедник, Миронов ключ, южн. склон; *IX* — Приморская обл.
Обозначения те же, что на рис. 4.

зерна представлены переплетающимися линиями, в то время как на графике *P. koraiensis* (рис. 7) аналогичные кривые более или менее удалены друг от друга. Это, видимо, подтверждает обособленность указанного вида от видов группы *Cembra*. На графиках видно, что в крайних северных местонахождениях пыльцевые зерна более мелкие, а в крайних южных — более крупные.

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ДЕФОРМАЦИИ ПЫЛЬЦЫ

Как известно, пыльцевые зерна сосновых очень изменчивы по размерам, что отмечалось многими исследователями (Федорова, 1951; Васьковский, 1957; Chira, 1964; Сладков, 1967; Карташова, 1968, и др.). Причины изменчивости пыльцы сосновых еще недостаточно ясны. Крупные пыльцевые зерна, как например у сосновых, всегда сильно варьируют по размерам. Кроме того, на изменчивость размеров зерен может влиять и гибридизация, которая наблюдается у сосен.

Изменчивость пыльцы сосен в результате гибридизации выражается: 1) в невыполненности пыльцы протопластом; 2) в изменении размеров зе-

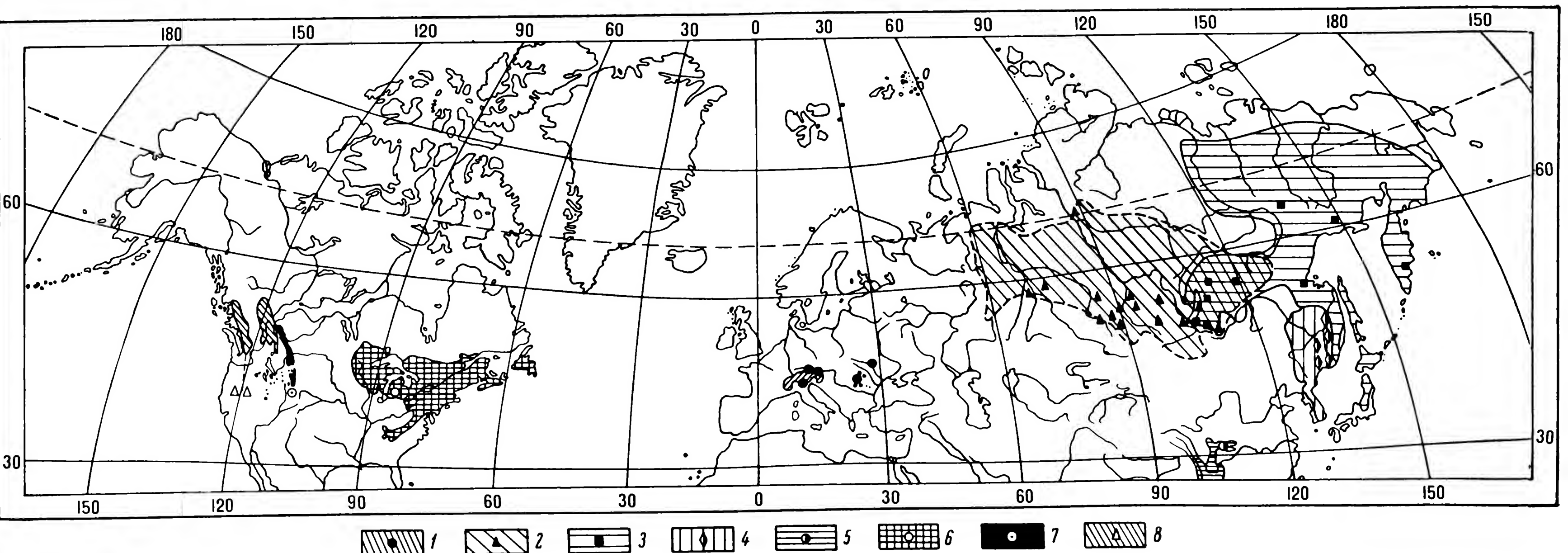


Рис. 8. Ареалы изученных видов сосен.

Фигурами показаны местонахождения изученной пыльцы; *штриховкой* — ареалы видов. *1* — *Pinus cembra*; *2* — *P. sibirica*; *3* — *P. pumila*; *4* — *P. koraiensis*; *5* — *P. armandii*; *6* — *P. strobus*; *7* — *P. flexilis*; *8* — *P. albicaulis*.

рен в сторону укрупнения или уменьшения; 3) в недостаточном развитии одного или обоих мешков; 4) в измятости мешков и тела (особенно проявляющейся после ацетолизной обработки); 5) в заметном утолщении щита; 6) в неясной структуре ячей сетки на щите и мешках; 7) в появлении уродливых форм с тремя-четырьмя мешками и круговым мешком (табл. II, *2*, *3*, *4*).

Во всех исследованных препаратах пыльцы кедровых сосен мы наблюдали большой процент деформированных зерен, колеблющийся от 20 до 90%. Известно, что у *P. sylvestris* L. процент деформации обычно не больше 5—15. Значительный процент деформации у кедровых сосен — явление, обращающее на себя внимание, оно не может не сказаться на семенной продуктивности породы. Однако в работе Т. П. Некрасовой (1972), посвященной семеношению кедра сибирского, не учитывается процент деформированных пыльцевых зерен.

У *P. sibirica* наблюдается значительная деформация пыльцы, особенно в препаратах из следующих местонахождений: 1) Байкал, пос. Култук (Сукачев, Цинзерлинг, 1915 г.), 68%; 2) Байкал, пос. Аршан (Махотина, 1911 г.), 78%; 3) Восточные Саяны (Малышев, 1961 г.), 60%; 4) Становое нагорье (Малышев, 1965 г.), 62%; 5) окрестности Петровского-Забайкальского завода (Литвинов, 1903 г.), 96%; 6) Алтай, Ойротия (Шишкин, Калинина, Соколова, 1936 г.), 80%; 7) Игарка (Балабаев, 1931 г.), 95%.

Пыльца *P. pumila*, изученная из многих местонахождений этого вида (рис. 8), в большинстве случаев была относительно нормально развита, однако на юго-западе ареала процент деформации был значительно выше. Наибольшее количество деформированных зерен было обнаружено в следующих местонахождениях: 1) Становое нагорье (Малышев, 1965 г.), 72—75%; 2) Хамар-Дабан (Иванова, 1963 г.), 68%, 3) Ольхонский район (Водопьянова, 1963 г.), 90%, 4) Селемджинско-Буреинский район (Гожев, Овчинникова, 1931 г.), 98%.

Самая поразительная картина деформации наблюдалась в препаратах пыльцы из Хамар-Дабана, где была обнаружена пыльца с круговым мешком, много зерен совершенно неразвитых и зерен с тремя мешками. Состояние пыльцы из местонахождений на Камчатке, где кедровый стланик занимает крайние восточные рубежи ареала, также неблагополучно. Здесь процент деформации достигает 87. Упомянутые четыре местонахождения кедрового стланика накладываются на ареалы других видов сосен.

У *P. sibirica* и *P. pumila* наибольший процент деформации падает на области наложения ареалов этих двух видов в районе оз. Байкал. Несколько загадочно выглядит деформированная пыльца, обнаруженная в большом количестве в горах Восточного Саяна и на Алтае. Последнее было бы легко объяснить, если согласиться с мнением о произрастании кедрового стланика в высокогорьях Саян и предположить возможность их скрещивания. На существование кедрового стланика в Саянах указывали М. И. Назаров, В. Л. Комаров, а также В. П. Солоненко, И. А. Кобеляцкий и М. Г. Попов (цит. по: Малышев, 1960), однако Л. И. Малышев в своей работе отрицает наличие стланика в Саянах.

Гибридную изменчивость растений отмечали в своих работах М. Г. Попов (1956) и Е. Г. Бобров (1961), указывающие на массовое распространение гибридных форм в некоторых районах средней Сибири. Бобров пишет, что из всех территорий Советского Союза наиболее интересной в этом отношении представляется Байкальская Сибирь, страна, расположенная на стыке трех флористических областей.

I. Тип *Cembra*

Ширина[1] п. з. (62.5) 80—95 (116), 87 мкм; ширина тела (34) 50—56 (77.5), 55 мкм; высота тела (25) 37.5—44—50 (61), 41 мкм. Очертание тела в экваториальном положении эллиптическое. Щит уплощенный, по краю

[1] Наибольший диаметр.

четко отграниченный, высота его над линией прикрепления мешков (6.0) 12—19 (25), 14 мкм; контур слабоволнистый, у места прикрепления мешков крупнобугорчатый, толщина щита (1.5) 2.0 (4.0), 2.0 мкм. Лептома широкая (6.0) 12.5—20(25), 16 мкм; бугорки в числе (20) 30—40 (60), 35 на площади 12 мкм^2, у видов сходны. Воздушные мешки прикреплены суженным основанием, проксимальная их сторона расположена на средней линии тела, вытянуты почти в экваториальной плоскости; крупные ячеи на мешках 3.0—9.0 мкм в поперечнике, стенки их прямые.

Исследованные виды: *P. cembra* L., *P. pumila* (Pall.) Regel, *P. sibirica* Du Tour.

1. ***Pinus cembra*** L. — Сосна кедровая европейская, кедр европейский (табл. I, *1*, *а—з*, см. вклейку).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (71) 80—94 (106), 86 мкм; ширина тела (39) 50—59 (65), 55 мкм; длина тела (40) 44—54 (69), 48 мкм; ширина воздушных мешков (25) 31—37.5 (47.5), 35.5 мкм; длина воздушных мешков (44) 47.5—59 (69), 49 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (40) 47.5—50 (56), 49 мкм; высота тела (31) (35—44 (50), 42 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (7.5) 11—19 (20), 14 мкм; высота воздушных мешков (12.5) 17—21(25), 19 мкм; ширина воздушных мешков (27.5) 32.5—40 (49), 37 мкм.

Форма тела широкоэллипсоидальная; очертание в полярном положении широко-угловато-эллиптическое, в экваториальном округло-эллиптическое. Щит равномерно утолщенный, (1.5) 2.0 (2.5), 2.0 мкм толщины; в полярном положении контур щита пологоволнистый, в экваториальном гладкий или образующий бугры до 2.5 мкм высоты у основания мешков. Ячеи щита округлые, по периферии вытянутые, с извилистыми стенками. Лептома широкая. Воздушные мешки эллипсоидально-полусферические; верхние ячеи 1.0—2.0 мкм; нижние 3.0—4.5 мкм, реже до 6.0—8.0 мкм, угловато-многоугольные, к периферии вытянутые, с тонкими цельными стенками. Цвет мешков зеленовато-желтый, тела — желтовато-бурый.

Исследованные образцы: Alpes Bavariae, Martins; Reitalpe Salzb., 725, v. Stitzel; Carpathis Hungaria, 7515, 1711, Lang; Italia, 1952; коллектор неизвестен; Карпаты, хр. Черногора, 1933, Мондальский.

Эколого-географическая характеристика. Деревья, произрастающие в горах, часто вместе с европейской лиственницей и елью. Альпы (от Приморских Альп до гор Южной Австрии), Карпаты.

Примечание. Пыльцевые зерна *P. cembra* близки зернам *P. sibirica* по размерам, а также по характеру нижних (крупных) ячей воздушных мешков; отличаются от зерен *P. sibirica* более широкой лептомой, меньшей высотой воздушных мешков и меньшим диаметром нижних ячей. Пыльцевые зерна *P. cembra* характеризуются наибольшей устойчивостью всех параметров; вместе с тем пыльцевые зерна карпатских растений отличаются от западноевропейских несколько большими размерами учтенных нами параметров (см. рис. 4). Во всех препаратах наблюдается значительный процент деформации пыльцы.

2. ***Pinus sibirica*** Du Tour — Сибирский кедр (табл. I, *2*, *а—з*).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (58) 81—87.5 (106), 82 мкм; ширина тела (31) 50—52.5 (69), 52 мкм; длина тела (31) 44—50 (67.5), 49 мкм; ширина воздушных мешков (25) 34—37.5 (47.5), 35 мкм; длина воздушных мешков (34) 50—56 (75), 52 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (37.5) 50—54 (69), 51 мкм; высота тела (30) 37.5—40 (59), 40 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (6.0) 12.5—15 (21), 12.5 мкм; высота воздушных мешков (10) 16—21 (31), 20 мкм; ширина воздушных мешков (25) 37.5—44 (56), 43 мкм.

Форма тела эллипсоидальная; очертание в полярном положении широкоэллиптическое или угловато-эллиптическое, в экваториальном трапецевидно-округлое или, реже, эллиптическое. Щит равномерно утолщенный, (1.0) (2.0 2.5), 2.0 мкм толщины; в полярном положении контур щита зубчато-волнистый, в экваториальном мелковолнистый или гладкий, иногда имеет бугры до 2.5 мкм высоты у основания мешков. Ячеи щита

округло-многоугольные, редко вытянутые, с извилистыми более или менее толстыми стенками. Лептома узкая. Воздушные мешки эллипсоидально-сферические, верхние ячеи (1.5) 2.0 (3.0), 2.0 мкм, округло- и угловато-многоугольные; нижние ячеи (5.0) 7.0 (9.0), 7.0 мкм, угловатые, с прямыми утолщенными стенками, часто незамкнутыми. Цвет воздушных мешков серовато-желтый, тела — желтовато-бурый.

Исследованные образцы: Игарка, Медвежий остров, 34, 1931, Балабаев; дер. Савина у Тобольска, 140, 1908, Мамеев; басс. Кети, р. Кельджубига, 184, 1910, Б. Клопотов; окр. Томска, близ дер. Протопоповой, 1886, Крылов; окр. Томска, дер. Петухово, 2548а, 1902, Крылов; окр. Томска, дер. Петухово, 1904, Шляхтин; Томск. губ., Бийский уезд, р. Лажа, 1915, Крылов; окр. Томска, близ дер. Куташевой, 1948, Ногина, Жбанова; Томск. губ., у с. Колбинского, устье р. Еланки, 1911, М. И. Кузнецов; Томск. губ., низовья Чулыма, 713, 1914, Уткин; Алтай, Катунские Белки, р. Сугат, 231, 1909, В. Н. Верещагин; Алтай, Ойротия, р. Суробай, 1936, Калинина, Соколова, Шишкин; Зап. Алтай, Курайский хр., 1971, Е. Бобров; Енис губ., у с. Лапшина, 1912, И. В. Кузнецов; дер. Базаиха, близ Красноярска, 1908, Е. С. Кузнецова; Енис. губ., рч. Богунаев — прав. приток р. Кана, 591, 1911, И. В. Кузнецов; басс. рек Сыды, Сисима и Маны (притоков Енисея), 415, 1908, Волков; Енис. окр., р. Боярская, прав. приток р. Тасеевой, 1908, Ильин; В. Саян, хр. Удинский, верховья р. Башке-Хем, 1961, Малышев; Байкал, Аршан, 1911; Махотина; Байкал, пос. Култук, 2229—2230, 1915, Сукачев, Цинзерлинг; Иркутск. губ., верховья р. Марихто, 1909, Ганешин; Байкал, п-ов Св. Нос, 1940, Тюлина; Байкал, дер. Сосновка, устье р. Кудалды, 1914, Поплавская; Байкал, дер. Сосновка, 2, 1956. Тюлина; Становое нагорье, хр. Южно-Муйский, 1965, Наумов, Малышев; окр. Петровского завода, 731в, 1903, Литвинов.

Эколого-географическая характеристика. Деревья, встречаются на равнинах, по склонам предгорий, реже в горах, образуют леса с сибирской пихтой и елью или лиственницей. Северо-восток европейской части СССР, в Сибири — Енисей, верховья Алдана, Становой и Яблоновый хребты, Забайкалье и Сев. Монголия. Ареал почти полностью перекрывается ареалом сосны обыкновенной, в самой восточной части совпадает с ареалом кедрового стланика.

Примечание. Пыльцевые зерна *P. sibirica* имеют сходство с пыльцевыми зернами *P. cembra* (см. описание *P. cembra*). Пыльца *P. sibirica* очень изменчива по размерам. Самые мелкие пыльцевые зерна отмечены в окрестностях Томска (у дер. Куташевой) и Игарки (о. Медвежий).

3. ***Pinus pumila*** (Pall.) Regel. — Кедровник, кедровый стланик (табл. II, *1*, *а—и*, см. вклейку).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (62.5) 90—94 (116), 89 мкм; ширина тела (34) 54—56 (77.5), 56 мкм; длина тела (31) 50—52.5 (70), 51 мкм; ширина воздушных мешков (25) 37.5—44 (50), 39 мкм; длина воздушных мешков (31) 52.5—56 (72.5), 54 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (31) 52.5—62.5 (75), 54 мкм; высота тела (25) 37.5—50 (62.5), 43 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (6.0) 12.5—15 (25), 14 мкм; высота воздушных мешков (10) 19—21(35), 22 мкм; ширина воздушных мешков (22.5) 37.5—44 (56), 44 мкм.

Форма тела чаще эллипсоидальная, реже широкоэллипсоидальная; очертание в полярном положении эллиптическое или угловато-эллиптическое, в экваториальном — трапецевидно-округлое. Щит неравномерно утолщенный (1.5) 2.0—2.5 (3.0), 2.0 мкм толщины. В полярном положении контур щита зубчато-волнистый, в экваториальном крупноволнистый, образующий бугры 3.0—4.0 мкм высоты у основания мешков. Ячеи щита округлые, с извилистыми стенками. Лептома широкая. Воздушные мешки эллипсоидально-полусферические; верхние ячеи 1.5—2.5 мкм, округло-многоугольные; нижние (3.0) 5.0—7.0 (8.0) мкм, угловато-многоугольные, с извилистыми более или менее тонкими стенками, иногда незамкнутыми. Цвет зерен желтовато-зеленоватый.

Исследованные образцы: Магаданская обл., сев.-зап. часть Ольского плато, 1972, Коробков; Баргузинский хр., верховье р. Светлой, 1968, Л. Малышев и Е. Титов; Камчатка, дол. р. Паратунки, 1908, Комаров; Байкал, дер. Сосновка, устье р. Кудалды, 1914, Поплавская; gub. transbaical. fl. Czikoj, 1892, Lewin; Селемджинско-Буреинский р-н. Экимчан, берег Селемджи, 1931, Гожев, Овчинников; Якутия, Восточное Верхоянье, сел. Томпо, лев. бер. Томпо, 1954, В. Куваев и В. Самарин; Хамар-Дабан, г. Хан-Ула, 1953, М. Иванова; Иркутск. обл., Ольхонский р-н., 1963, Водопьянова; Северо-Муйский хр., ручей Девочанды, 1965, Ю. Петроченко и Л. Малышев; истоки р. Левой Мамы, 1966, Л. Малышев и Е. Титов; Байкальский хр., мыс Рытый, 1967, Ю. Петроченко и Е. Титов; Удокан, истоки р. Турухтак, приток Калара, 1969, М. Иванова.

Эколого-географическая характеристика. Кустарник, реже деревцо, с чашевидной кроной или стелется; распространен от подножия гор до верхнего предела древесной растительности. Чаще растет чистыми зарослями или образует подлесок в лесах из сибирского кедра, встречается с даурской лиственницей, сибирской и аянской елью, сосной обыкновенной. Восточная Сибирь и Дальний Восток.

Примечание. Пыльцевые зерна *P. pumila* крупнее пыльцевых зерен *P. cembra* и *P. sibirica*. Щит у основания воздушных мешков имеет крупные бугры, 3.0—4.0 мкм, нижние (крупные) ячеи воздушных мешков небольшие (8.0) 5.0 (7.0) мкм. Пыльцевые зерна *P. pumila* характеризуются значительными колебаниями всех параметров. Самые мелкие пыльцевые зерна отмечены на Камчатке.

II. Тип *Koraiensis*

Ширина п. з. (75) 94—100 (120), 95 мкм; ширина тела (44) 60—65 (79), 62 мкм; высота тела (35) 44—50 (84), 45 мкм. Очертание тела в экваториальном положении широкоэллиптическое, трапецевидно-треугольное, суженное к дистальной стороне. Щит несколько выпуклый в центральной части, высота его над линией прикрепления мешков (10) 15—19 (25), 18 мкм, контур гладкий или слегка волнистый, у места прикрепления мешков слабобугорчатый, толщина щита 3.0—4.0 мкм, иногда достигает 7.5 мкм. Лептома узкая (4.0) 9.0—12 (20), 10 мкм, у видов почти одинаковая; бугорки в числе (20) 35—40 (55), 35. Воздушные мешки прикреплены по средней линии тела заметно суженным основанием, несколько ближе к дистальной стороне; нижние (крупные) ячеи на мешках 5.0—10 мкм в поперечнике, стенки их толстые и извилистые.

Исследованные виды: *P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. armandii* Franch.

1. ***Pinus koraiensis*** Sieb. et Zucc. — Сосна корейская, манчжурская кедровая сосна (табл. III, *1*, *а—з*, см. вклейку).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (75) 87.5—94 (119), 94.5 мкм; ширина тела (44) 62.5—65 (72.5), 62 мкм; длина тела (41) 47.5—56 (78), 55 мкм; ширина воздушных мешков (31) 37.5—44 (60), 41 мкм; длина воздушных мешков (40) 56—62.5 (80), 61 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (44) 56—60 (82.5), 60 мкм; высота тела (35) 44—56 (65), 47 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (10) 12.5—19 (25), 17 мкм; высота воздушных мешков (12.5) 25—27 (37.5), 25 мкм; ширина воздушных мешков (32.5) 47.5—50 (62.5), 47.5 мкм.

Форма тела эллипсоидальная; очертание в полярном положении широкоэллиптическое или почти округлое, в экваториальном — трапецевидно округлое. Щит почти равномерно утолщенный, толщина (2.0) 2.0—2.5 (3.0), 2.5 мкм; в полярном положении контур щита зубчато-волнистый, в экваториальном у основания мешков гладкий или волнистый. Ячеи щита относительно крупные, округло-многоугольные, с извилистыми более или менее толстыми стенками. Число бугорков лептомы (25) 30—45 (55), 40. Воздушные мешки эллипсоидально-сферические; верхние ячеи (1.5) 2.0—2.5 (3.0) мкм, нижние (2.5) 3.0—3.5 (6.5), редко 8.0—10 мкм, угловато-

и округло-многоугольные, вытянутые у лептомы, с толстыми стенками, иногда незамкнутыми. Цвет буровато-желтый.

Исследованные образцы: Остров на оз. Чукчагирском, 1909, Амгунь-Амурская экспедиция; Водораздел Хор—Амур, р. Мухень, 1927, Савич; Бассейн Лефу, 1913, Комаров; Супутинский заповедник, 1939, Гутникова; окрестности Сучана, 1971, Лихт; Супутинский заповедник: Миронов ключ, Родионов ключ, верховье р. Майхэ, 1972, Литвинцева; Хабаровск, дендрарий, 1972, Сенчукова, Литвинцева.

Эколого-географическая характеристика. Деревья, растут по горным склонам. Встречаются с пихтой, аянской елью, кленами, липами и ильмом. Дальний Восток от Буреинских гор до побережья Тихого океана, на север заходят до 52° с. ш., Сев.-Вост. Китай и сев.-восток п-ова Корея, Япония — в горах о. Хондо.

Примечание. Пыльца *P. koraiensis* отличается от пыльцы видов типа Cembra по форме тела и его очертанию, большей высотой тела, воздушными мешками, значительно смещенными к дистальной стороне и сближенными между собой, прикреплением мешков более суженным основанием, толстым щитом с выпуклой центральной частью. Стенки ячей воздушных мешков и щита более толстые и извилистые, чем у пыльцы типа Cembra. Как нам удалось установить, пыльца *P. koraiensis* сходна с пыльцой *P. armandii*. Стенки клеток паренхимы листа у *P. koraiensis* сходны с таковыми у *P. armandii*. Интересно, что В. Л. Комаров (1949) указывал на близость этих видов. Л. И. Малышев (1958) отметил, что корейский кедр хорошо отличается от *P. cembra* и *P. sibirica* строением оболочек клеток паренхимы, которые имеют отчетливо выраженные складки, а не вздутия в виде бусин, характерные для *P. cembra* и *P. sibirica*. Величина шишек *P. koraiensis* и *P. armandii* и форма их чешуй также указывают на тесную связь этих видов (Shaw, 1914). Исследованная нами пыльца *P. koraiensis* из всех местонахождений обнаруживает тенденцию к увеличению пыльцевых зерен в направлении с севера на юг. Пыльцевые зерна корейского кедра характеризуются высоким процентом деформации, особенно у пыльцы из Хабаровского дендрария и Супутинского заповедника.

2. ***Pinus armandii*** Franch. — Сосна Арманда (табл. III, *2*, *а—з*).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (94) 100 (110), 103 мкм; ширина тела (55) 60 (79), 61 мкм, длина тела (57.5) 60—62.5 (69), 60 мкм; ширина воздушных мешков (44) 47.5 (50), 47.5 мкм; длина воздушных мешков (62.5) 62.5—64 (83), 68 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (62.5) 70 (75), 70 мкм; высота тела (52.5) 60 (84), 63 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (16) 21 (21), 18 мкм; высота воздушных мешков (26) 31 (37.5), 31 мкм; ширина воздушных мешков (54) 56 (62.5), 57 мкм.

Форма тела широкоэллипсоидальная; очертание в полярном положении широкоэллиптическое, в экваториальном — эллиптическое. Щит равномерно утолщенный, (2.5) 3.0—4.0 (7.5), 4.0 мкм толщины; контур щита в полярном положении крупно- и зубчато-волнистый, в экваториальном— гладкий или волнистый, почти без утолщений у основания мешков, иногда бугры на всем щите. Ячеи щита крупные, от круглых до многоугольных, часто вытянутые, с толстыми извилистыми стенками, иногда незамкнутые. Число бугорков лептомы (20) 30—45 (50), 30. Воздушные мешки эллипсоидально-полусферические, сдвинуты на дистальную сторону; верхние ячеи (1.5) 2.0—3.0 (4.0) мкм, многоугольные; нижние (4.0) 5.0—9.0 (10) мкм, пяти-шести- и многоугольные, с более или менее толстыми стенками, очень извилистые и часто незамкнутые.

Исследованные образцы: Pl. Chine, District de Tchenkeou-tin, R. P. Farges.

Эколого-географическая характеристика. Деревья. Китай, в горах в провинциях Цзянси, Хубэй, Ганьсу, Сычуан, Юньнань; о-ва Танегасима, Якусима, Тайвань.

Примечание. Пыльца *P. armandii* близка пыльце *P. koraiensis* размерами, высотой щита над линией прикрепления мешков и ширі-

ной лептомы, а кроме того, размерами и толщиной стенок ячей воздушных мешков. Отличается от *P. koraiensis* бо́льшим размером зерен, большей толщиной щита и более крупными верхними и нижними ячеями мешков.

III. Тип *Strobus*

Ширина п. з. (66) 85—88 (100), 85 мкм; ширина тела (44) 56—62.5 (71), 56 мкм; высота тела (34) 41—46 (56), 43 мкм. Очертание тела в экваториальном положении полукруглое, трапецевидное, суженное к дистальной стороне. Щит выпуклый, высота его над линией прикрепления мешков значительная, (12.5) 15—19 (25), 17 мкм; контур гладкий, у места прикрепления мешков волнистый, толщина щита (1.5) 2.0 (3.0), 2.0 мкм. Лептома (7.0) 12—15 (20), 12 мкм; бугорки мелкие, в числе (15) 25—35 (60), 35. Воздушные мешки прикреплены широким основанием, их проксимальная сторона чаще находится выше средней линии тела; нижние (крупные) ячеи на мешках 4.5—6.0 мкм, редко до 10 мкм в поперечнике, стенки их извилистые.

Исследованные виды: *P. strobus* L., *P. albicaulis* Engelm., *P. flexilis* James.

1. ***Pinus strobus*** L. — Сосна веймутова (табл. IV, *3*, *а — ж*, см. вклейку).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (80) 87.5—90 (100), 90 мкм; ширина тела (46) 62.5 (71), 61.5 мкм, длина тела (40) 47.5—50 (54), 48 мкм; ширина воздушных мешков (34) 37.5—40 (44), 39 мкм; длина воздушных мешков (46) 50—52.5 (60), 50 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (50) 56—59 (62.5), 58 мкм; высота тела (37.5) 44—46 (50), 44 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (12.5) 15—19 (19), 17 мкм; высота воздушных мешков (19) 24—25 (27.5), 24 мкм; ширина воздушных мешков (39) 41—44 (51), 43 мкм; ширина лептомы (7.5) 10—12.5 (15), 10 мкм.

Форма тела эллипсоидальная, очертание в полярном положении эллиптическое, в экваториальном — округлое до трапецевидно-округлого. Щит равномерно утолщенный, немного тоньше у основания воздушных мешков, 2.5—3.0 мкм толщины, контур щита в полярном положении слабоволнистый, в экваториальном гладкий или слабоволнистый у основания мешков. Ячеи щита мелкие, округлые, с утолщенными стенками, вся поверхность щита бугорчатая. Число бугорков лептомы (20) 30—40 (50) 32. Воздушные мешки сферические, прикреплены широким основанием, значительно заходят на дистальную сторону; верхние ячеи (1.0) 2.0—3.0 (4.0) мкм, округлые; нижние (2.5) 3.0—4.0 (6.0) мкм, угловато-многоугольные, у лептомы округлые, с более или менее толстыми извилистыми стенками, иногда незамкнутыми. Цвет зерен желтый.

Исследованные образцы: Сев. Америка, 1972, A. H. Curtiss.

Эколого-географическая характеристика. Деревья, образуют леса с другими хвойными и лиственными породами. Сев. Америка, от 50° с. ш. в Ньюфаундленде на запад до Манитобы, на юг до Огайо, сев. Индианы, Иллинойса, средн. и южн. Айовы и вдоль Аппалачских гор до вост. Кентукки, Теннесси и сев. Джорджии.

Примечание. Наиболее характерными чертами пыльцевых зерен *P. strobus* являются: большая высота и небольшая ширина тела, прикрепление мешков широким основанием. Верхние и нижние ячеи сетки на мешках почти полностью совпадают по уровню. Процент деформации пыльцевых зерен 22—27.

2. ***Pinus flexilis*** James — Сосна гибкая, сосна кедровая калифорнийская (табл. IV, *2*, *а—ж*).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (70) 85—87.5 (90), 83 мкм; ширина тела (51) 56—59 (62.5), 56 мкм; длина тела (41) 50—52.5 (56), 50 мкм; ширина воздушных мешков (31) 34—37.5 (44), 36 мкм; длина воздушных мешков (41) 46—52.5 (56), 50 мкм; п. з. в экваториальном поло-

жении: высота п. з. (46) 50—56 (61), 55 мкм; высота тела (37.5) 45—46 (55). 45 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (15) 19 (25), 18 мкм, высота воздушных мешков (16) 19—21 (23), 19 мкм; ширина воздушных мешков (32.5) 37.5—40 (44), 37 мкм, ширина лептомы (6.0) 12—15 (20), 14 мкм.

Форма тела широкоэллипсоидальная, очертание в полярном положении эллиптическое, в экваториальном — трапецевидно-округлое. Щит равномерно утолщенный, (1.5) 2.0—2.5 (4.0), 2.0 мкм толщины, иногда слегка утолщается к центральной части; контур щита в полярном положении волнистый или зубчато-волнистый, в экваториальном — гладкий, у основания мешков имеются бугры до 2.5 мкм. Ячеи щита очень мелкие, округлые, иногда вытянутые, со слабо извилистыми стенками. Число бугорков лептомы (30) 40—45 (75), 45. Воздушные мешки эллипсоидально-полусферические, верхние ячеи (0.5) 1.5 (2.0) мкм, многоугольные, почти одинаковые; нижние (2.5) 3.0 (4.5), иногда до 10 мкм, многоугольные и округло-многоугольные до вытянутых, иногда с извилистыми тонкими стенками, редко незамкнутыми. Цвет желтовато-серый.

Исследованные образцы: Fl. Utah, City Creek Canon, 1880, M. E. Joms; Pl. California, Wyman Creek, White Monutains, Inyo County, 1931, V. Duran; Pl. Mexico, Sierra Madre Oriental, Galeana, 1934, C. H. and M. T. Muller.

Эколого-географическая характеристика. Деревья, растут на высоте 1500—3300 м. Запад Сев. Америки, Скалистые горы от провинции Альберта в Канаде до Техаса, в провинции Шихуахуа в Сев. Мексике, горы Невады и сев. Аризоны, юго-восток Калифорнии.

Примечание. Пыльцевые зерна *P. flexilis* отличаются от пыльцевых зерен *P. albicaulis* меньшими размерами и прикреплением мешков; у пыльцевых зерен *P. albicaulis* мешки прикреплены широким основанием, а у *P. flexilis* — узким.

3. ***P. albicaulis*** Engelm. — Сосна белоствольная (табл. IV, *1*, *а* — *ж*).

П. з. в полярном положении: ширина п. з. (66) 75—87.5 (100), 83 мкм; ширина тела (44) 56—59 (69), 55 мкм; длина тела (37.5) 46—47.5 (64), 46 мкм; ширина воздушных мешков (25) 31—37.5 (46), 34 мкм; длина воздушных мешков (35) 40—46 (60), 46 мкм; п. з. в экваториальном положении: высота п. з. (37.5) 47.5—50 (66), 49 мкм; высота тела (34) 42—44 (56), 42 мкм; высота щита над линией прикрепления мешков (9.0) 15—17.5 (19), 14 мкм; высота воздушных мешков (15) 16—19 (25), 19 мкм; ширина воздушных мешков (29) 37.5—44 (52.5), 38 мкм, ширина лептомы (7.5) 12.5—15 (19), 14 мкм.

Форма тела эллипсоидальная, очертание в полярном положении эллиптическое или округлое, в экваториальном — трапецевидное. Щит равномерно утолщенный, (1.0) 1.5—2.0 (2.5), 2.0 мкм. Контур щита в полярном положении зубчато-волнистый, в экваториальном гладкий, у основания мешков имеются бугры до 3.0 мкм. Ячеи щита очень мелкие, округлые. Число бугорков лептомы (10) 20—30 (45), 25, у многих зерен бугорки не прослеживаются. Воздушные мешки эллипсоидально-сферические; верхние ячеи (1.5) 2.5—4.0 (5.0) мкм, пяти- или шестиугольные; нижние (3.0) 4.0—6.0 (10) мкм, угловато-многоугольные или шестиугольные, иногда с извилистыми стенками, часто незамкнутыми. Цвет зерен желтый.

Исследованные образцы: Sonnary to the Pacific Coast, Silver plak, 1880, G. Engelmann and G. S. Sargent; California, Sierra Nevada, 1882, C. G. Pringle; El Dorado County, California, 1967, 1971, P. S. Martin.

Эколого-географическая характеристика. Часто образует верхнюю границу леса, приобретая вид низкорослого кустарника. Запад Сев. Америки, в горах от Британской Колумбии до южной Калифорнии и на восток до сев. Вайоминга.

Примечание. Пыльцевые зерна *P. albicaulis* резко отличаются от зерен видов группы Cembra; они имеют выпуклый щит и значительный размер (крупных) ячей с характерными извилистыми и прерывистыми стен-

ками. Мы считаем, что пыльцевые зерна *P. albicaulis* ближе к типу Strobus, чем к типу Cembra, однако известно, что они имеют черты сходства в строении шишек с *P. pumila* (Shaw, 1914). Обращает на себя внимание и очень большой процент деформации, обнаруженный во всех имеющихся у нас препаратах.

ВЫВОДЫ

1. Пыльца группы *Cembra* подразделяется на три типа: I тип Cembra (*P. cembra*, *P. sibirica*, *P. pumila*); II тип Koraiensis (*P. koraiensis*, *P. armandii*); III тип Strobus (нами исследованы *P. strobus*, *P. flexilis*, *P. albicaulis*).

2. Новый для палинологических исследований тип графиков отчетливо показывает закономерность параллельной изменчивости различных признаков пыльцы одного и того же вида в разных географических пунктах и позволяет обнаружить районы наибольшей изменчивости этих признаков.

3. Для пыльцы кедровых сосен характерен большой процент деформации по сравнению с другими видами сосен. Обычно деформация пыльцы кедровых сосен составляет около 20%. В районах Байкальской Сибири процент деформации достигает 70—90, особенно в местах наложения ареалов разных видов кедровых сосен; это, вероятно, должно отражаться и на их семенной продуктивности.

4. Пыльца *P. cembra* обнаруживает наименьший процент деформации и меньшую изменчивость признаков. Это может быть объяснено близостью современных климатических условий существования вида к условиям его существования в прошлом.

5. Палинологические данные указывают на сокращение ареала *P. sibirica* на территории Русской равнины, Севера и Северо-Востока Сибири.

6. Наибольшая изменчивость признаков пыльцы замечена у *P. pumila*, что может указывать на его гибридизацию с территориально смежными видами — *P. sibirica* и *P. koraiensis*. Не исключено, что в прошлые эпохи этот вид гибридизировал и с североамериканскими соснами.

7. Пыльца *P. koraiensis*, выделенная нами вместе с *P. armandii* в тип Koraiensis, морфологически отличается от пыльцы видов типа Cembra, что прослеживается на графиках ее изменчивости. Палинологические данные находят подтверждение в анатомических признаках; так, у *P. koraiensis* в стенках клеток паренхимы листа имеются хорошо выраженные складки, такие же как у *P. armandii*, а у *P. cembra* и *P. sibirica* строение клеток паренхимы иное — они более округлые и лишены складок в стенках. Форма чешуй шишек *P. koraiensis* и *P. armandii* и величина их шишек также указывают на тесную связь этих видов.

8. Палинологические данные свидетельствуют о том, что *P. albicaulis* ближе не к кедровым, а к стробоидным соснам.

9. При определении пыльцы кедровых сосен из отложений нужно учитывать следующие признаки: размеры шести параметров (указаны в графиках на рисунках 4—7); строение щита, его конфигурацию и распределение бугров; форму мешков и характер их прикрепления, строение ячей на мешках; ширину и структуру лептомы.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1966). О генезисе степной и таежной зон Русской равнины. В сб.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. — Бобров Е. Г. (1961). Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. Бот. ж., 46, 3. — Болховитина Н. А. (1952). Пыльца хвойных из мезозойских отложений и ее значение для стратиграфии. ИАН СССР, сер. геол., 5. — Васьковский А. П. (1957). Спорово-пыльцевые спектры современных растительных сообществ Крайнего Северо-Востока СССР и их значение для восстановления четвертичной растительности. В сб.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Сев.-Вост. СССР, 11. — Гричук В. П. (1952). Основные результаты микропалеоботанического изучения четвертичных отложений Русской равнины. Матер. по четвертичн. периоду, 3. — Гричук В. П. и Р. В. Федорова. (1956). К вопросу о характеристике приледниковой растительности четвертичного периода

на севере Азиатского материка. ИАН СССР, сер. геогр., 2. — Деревья и кустарники СССР. (1949). 1. — Заклинская Е. Д. (1957). Стратиграфическое значение пыльцы голосеменных кайнозойских отложений Павлодарского Прииртышья и Северного Приаралья. Тр. Инст. геол. АН СССР, 6. — Зауер В. В. (1950). Морфология пыльцы *Gymnospermae* — голосеменных растений. В кн.: Пыльцевой анализ (под ред. И. М. Покровской). — Зауер В. В. (1954). Ископаемые виды рода *Cedrus* и их значение для стратиграфии континентальных отложений. В кн.: Материалы по палинологии и стратиграфии. — Карташова Г. Г. (1968). О возможности видового определения пыльцы *Pinus pumila* Rgl. Бот. ж., 53, 8. — Колесникова Т. Д. и В. И. Хомутова. (1972). Ископаемая среднеплейстоценовая флора у деревни Булатово Калининской области. Бот. ж., 57, 11. — Комаров В. Л. (1934). Флора СССР, 1. — Комаров В. Л. (1949). Флора Маньчжурии, 1. — Кузнецова Т. А. (1964). Флора верхнеплиоценовых отложений Среднего Поволжья и ее стратиграфическое значение. Тр. Казанск. ФАН СССР, сер. геол. наук., 10. — Кремп Г. (1967). Палинологическая энциклопедия. — Куприянова Л. А. (1957). Анализ пыльцы растительных остатков из желудка березовского мамонта (к вопросу о характере растительности эпохи березовского мамонта). В сб. памяти А. Н. Криштофовича. — Лопатников М. И. (1959). К истории растительности степной зоны Русской равнины (по материалам исследований в нижнем течении р. Хопра). В сб.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. — Малышев Л. И. (1958). Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении. Тр. Вост.-Сиб. ФАН СССР, сер. биол., 7. — Малышев Л. И. (1960). Ошибочное мнение о произрастании кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) в Саянах. Бот. ж., 45, 5. — Моносзон-Смолина М. Х. (1949). К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*. Бот. ж., 34, 4. — Москвитин А. И. (1965). О древнечетвертичных оледенениях в европейской части СССР. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Некрасова Т. П. (1972). Биологические основы семеношения кедра сибирского. — Петросьянц М. А. (1967). Морфология пыльцы хвойных. В кн.: Ископаемые споры и пыльца растений, их значение для стратиграфического расчленения нефтегазоносных толщ докембрия, палеозоя и мезозоя европейской части СССР и Средней Азии. Тр. ВНИГНИ, 52. — Попов М. Г. (1956). Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Сладков А. Н. (1967). Введение в спорово-пыльцевой анализ. — Ушко К. А. (1959). Лихвинский (Чекалинский) разрез межледниковых озерных отложений. В сб.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. — Федорова Р. В. (1951). Влияние методов обработки на величину пыльцевых зерен различных видов *Pinus*. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 50. — Campo-Duplan M. van. (1950). Recherches sur la Phylogenie des Abietinées d'après leurs grains de pollen, 2, 1 : 70—76. — Campo M. van. (1971). Précisions nouvelles sur les structures comparées des pollens de Gymnospermes et d'Angiospermes. Compt. Rend., Acad. Sci., 16, D, 272 : 2071—2074. — Campo M. van et J. Sivak. (1972). Structure alvéolaire de l'ectexine des pollen à ballonnets des Abietacées. Pollen et Spores, 14, 2 : 115—141. — Chira E. (1964). K otázke variability vel'kosti pel'u u niektorých druhov rodu *Pinus*. Sborník prác Arboréta Mlynăny, VI. — Critchfield W. B. a. E. L. Little. (1966). Geographic distribution of the pines of the world. — Endlicher S. (1847). Synopsis Coniferarum. — Erdtman G. (1954). Some remarks on terms, diagnoses, classification, and methods in palinology. Svensk bot. Tidskr., 48, 2. — Erdtman G. (1957). Pollen and spore morphology — plant taxonomy. *Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta*, II. — Firbas F. (1923). Pollenanalytische Untersuchungen einiger Moore der Ostalpen. Lotos, 71 : 187—242. — Flora Europaea. (1964). 1. — Ledebour. (1849—1851). Flora Rossica, 3, 2 : 673—674. — Linnaeus C. (1753). Sp. Plant., II : 969, 1000. — Opiz F. M. (1852). Seznam rostlin květeny české. — Pilger R. (1926). In.: Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 13 : 331—334. — Shaw G. R. (1914). The genus *Pinus*. — Szczepanek K. (1971). Historia limby w Polsce. Limba, 7—13. — Ueno J. (1960). Studies on pollen grains of *Gymnospermae*. J. Inst. Polytechn., D-11 : 109—136.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 27 VII 1973.

SUMMARY

Descriptions of pollen of eight species from the genus *Pinus* are given. Three types of pollen have been established:

I. The Cembra type (*Pinus cembra* L., *Pinus sibirica* Du Tour, *Pinus pumila* (Pall.) Regel);

II. The Koraiensis type (*P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *P. armandii* Franch.);

III. The Strobus type (*P. strobus* L., *P. albicaulis* Engelm. and *P. flexilis* James).

УДК 581.483 : 582.579.2

И. Д. Соколов и Т. Н. Гераськова

КЛЕТКООБРАЗОВАНИЕ В ЭНДОСПЕРМЕ *IRIS PSEUDACORUS* L.

I. D. SOKOLOV AND T. N. GERASKOVA. CELL FORMATION IN THE ENDOSPERM OF *IRIS PSEUDACORUS* L.

Излагаются результаты исследования клеткообразования в зоне нормальных митозов в эндосперме *Iris pseudacorus* L. Клеткообразование происходит в волне делений, в поздней телофазе митоза. Вначале образуются первичные клеточные пластинки. т. е. пластинки на первичных фрагмопластах, потом — вторичные и в последнюю очередь — третичные. При этом вторичные и третичные клеточные пластинки начинают закладываться от уже имеющихся клеточных пластинок. После клеткообразования большинство клеток оказываются одноядерными. Иногда образуются многоядерные клетки вследствие того, что между некоторыми несестринскими ядрами не закладываются клеточные пластинки. Сестринские ядра всегда попадают в разные клетки.

Клеткообразование в эндосперме ириса в общих чертах описано Юнгерсом (Jungers, 1931). В многочисленных работах по эмбриологии растений, опубликованных в более позднее время, клеткообразованию в эндосперме уделялось некоторое внимание. Однако все эти исследования, за исключением работы Байера (Bajer, 1965) и Т. Ф. Петровой (1968), добавили мало нового к тем данным, которые получены Юнгерсом (1931). Это связано отчасти с тем, что во всех этих работах использовались микротомные препараты, мало пригодные для подобного рода исследований. Целью настоящей работы было более подробное изучение клеткообразования в средней части эндосперма *I. pseudacorus* L. Известно, что в этой части эндосперма митозы идут нормально (Enzenberg, 1961).

Материал и методика

Материал был собран в Донецком ботаническом саду Академии наук УССР. Семена различного возраста извлекали из завязей и фиксировали в смеси Навашина. Хранили семена в 70° спирте. Исследовали эндосперм на тотальных препаратах (Петрова, 1968), окрашенных гематоксилином Эрлиха. Микрофотографии сделаны с помощью микрофотонасадки МФН-12 на микроскопе фирмы Цейсс «Эрговал».

Результаты и обсуждение

Эндосперм *Iris pseudacorus* L. развивается по нуклеарному типу. На ранних стадиях развития он представляет собой многоядерный ценоцит (табл. I, *4*, см. вклейку). В эндосперме у этого вида, как и у ряда других растений (Романов, 1944; Петрова, 1968; Соколов, 1972), наблюдается ясная картина возрастных изменений в характере делений — строгая синхронность ранних стадий сменяется волнами делений, а затем наступает асинхронность делений. По прошествии определенного числа циклов делений, не сопровождающихся клеткообразованием, в поздней телофазе очередного цикла начинается заложение клеточных пластинок и происходит клеткообразование (табл. I, *2*). Деления ядер в это время распространяются волнообразно. Заметим, что если в телофазе не нача-

лось образование фрагмопластов и заложение клеточных пластинок, то в последующей интерфазе оно никогда не происходит.

Клеткообразование начинается с образования клеточных пластинок в экваториальной плоскости первичных фрагмопластов, т. е. фрагмопластов, образовавшихся между сестринскими телофатическими ядрами (табл. I, *2*). В дальнейшем первичные фрагмопласты расширяются, одновременно происходит удлинение клеточных пластинок (табл. I, *2*). Вслед за образованием первичных фрагмопластов между несестринскими телофатическими ядрами образуются вторичные фрагмопласты, соприкасающиеся при достаточном их развитии с первичными фрагмопластами (табл. I, *1*, *3*, *5*, *6*; II, *1*, *2*, *5*). Еще позже образуются фрагмопласты между несестринскими телофатическими ядрами, которые соприкасаются с уже заложившимися вторичными фрагмопластами и не соприкасаются с первичными фрагмопластами. Эти фрагмопласты ради удобства

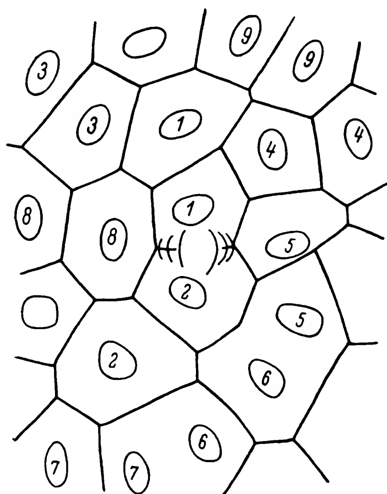


Рис. 1. Некоторые случаи формирования клеточных пластинок.

Видно формирование в двухъядерной клетке третичной клеточной пластинки третичным фрагмопластом, образовавшимся между ядрами *1* и *2*. Сестринские ядра обозначены одинаковыми цифрами (*1—1*, *2—2* и т. д.). Третичный фрагмопласт соприкасается только с вторичными фрагмопластами *1—5*, *5—2*, *2—8*, *8—1*. Третичная клеточная пластинка закладывается с двух сторон от периферии к центру клетки, начиная от точек соединения вторичных пластинок.

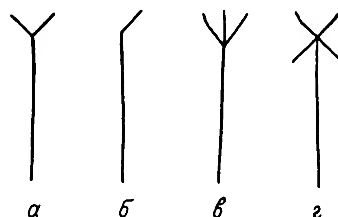


Рис. 2. Некоторые случаи соединения первичной и вторичных клеточных пластинок вскоре после начала образования вторичных пластинок.

а — наиболее часто встречающийся случай, когда от конца первичной клеточной пластинки под углом к ней начинают закладываться две вторичные пластинки; *б* — от конца первичной пластинки начинает закладываться одна вторичная клеточная пластинка; *в* — четырехлучевая фигура; вторичные пластинки соединены с первичной на некотором расстоянии от ее конца; *г* — первичная и вторичные пластинки образуют пятилучевую фигуру.

изложения и исключения путаницы мы будем в дальнейшем называть третичными фрагмопластами, подчеркивая этим термином очередность заложения фрагмопластов во времени. Третичный фрагмопласт, в экваториальной плоскости которого центростремительно закладывается клеточная пластинка, виден в двухъядерной клетке, расположенной в центре рис. 1 и на табл. II, *6* (см. вклейку). Нити вторичных и третичных фрагмопластов образуются из веществ цитоплазмы и не являются нитями митотического веретена, что подчеркивал также Байер (1965).

Все многообразие нитчатых фигур, образованных фрагмопластами, можно свести к различным сочетаниям элементарных треугольных фигур (Jungers, 1931). Так, на табл. I, *1* две телофазные пары ядер формируют четырехугольную фигуру; ее короткие боковые стороны образованы первичными фрагмопластами, а длинные боковые стороны и короткая диагональ — вторичными фрагмопластами. Эту четырехугольную фигуру можно рассматривать как две элементарные треугольные фигуры, при этом диагональный фрагмопласт будет общим для обеих треугольных фигур. Во всех четырехугольных фигурах, которые мы наблюдали, вторичные диагональные фрагмопласты закладывались по более короткой

диагонали. Любую более сложную нитчатую фигуру можно свести к сочетаниям треугольных фигур.

Интересно проследить процесс заложения клеточных пластинок, которые в дальнейшем мы будем называть по фрагмопластам, которые их образуют, первичными, вторичными и третичными. Отметим важную закономерность — вторичные и третичные пластинки начинают формироваться от уже имеющихся пластинок. Первичные и вторичные клеточные пластинки могут соединяться, образуя прямую линию (табл. I, *3*).[1] В ряде случаев первичная пластинка, закладываясь по прямой линии, достигает определенной точки и начинает далее закладываться по кривой линии, направляясь между несестринскими телофатическими ядрами (табл. I, *6*). Обычно при этом, и, в частности, в данном случае трудно решить, имеем ли мы дело при образовании этого искривленного участка пластинки с функционированием первичного или вторичного фрагмопласта. Встречаются также картины, когда от конца первичной пластинки под углом к ней вторичный фрагмопласт образует вторичную клеточную пластинку (табл. II, *1*; рис. 2, *б*).

Значительно более частым является отмеченный Юнгерсом (1931) случай, когда конец первичной клеточной пластинки, достигая центра треугольной фигуры, становится точкой, от которой под углом к первичной пластинке начинают формироваться две вторичные пластинки, пересекающие вторичные фрагмопласты в их средней части (табл. I, *2*, *3*, *5*, *6*; табл. II, *1*, *2*, *5*). В таком случае бывают видны картины, когда из одной точки выходят три клеточные пластинки, образуя типичную трехлучевую фигуру (рис. 2, *а*). Необходимо отметить, что если при этом ядра образуют равносторонний треугольник, то три клеточные пластинки встречаются под равными углами, т. е. под углами в 120°.

При заложении пластинок наблюдается интересное явление, не отмеченное Юнгерсом (1931). Во многих случаях не сразу происходит образование обычной трехлучевой фигуры, но вначале образуется многолучевая фигура. В частности, встречаются случаи, когда клеточная пластинка заканчивается тремя разветвлениями, одно из которых — продолжение первичной клеточной пластинки, а два других — начавшие закладываться вторичные клеточные пластинки (рис. 2, *в*, табл. I, *1*). Подобные картины допускают два толкования: 1) по достижении первичной клеточной пластинкой центра треугольной фигуры от ее конца начали закладываться две вторичные пластинки, однако первичная клеточная пластинка также еще продолжала некоторое время удлиняться; 2) вторичные клеточные пластинки начали закладываться из одной точки на некотором расстоянии от конца заложившейся первичной пластинки. Имеющиеся в настоящее время данные не дают возможности решить, какое из этих предположений верно. Иногда на конце первичной пластинки бывает видна пятилучевая фигура (рис. 2, *г*, табл. I, *5* — правая верхняя пара сестринских ядер). Сходные картины видны на концах некоторых других первичных пластинок (табл. I, *2*; табл. II, *1*, *5*). Впоследствии «лишние» участки клеточных пластинок разрушаются, так что после завершения клеткообразования они не видны (табл. I, *2*; табл. II, *7*).

Очень часто две вторичные клеточные пластинки, распространяющиеся с двух противоположных сторон вторичного фрагмопласта, соединяются в средней части его (табл. I, *1*, табл. II, *1*). Если такой фрагмопласт не широкий, то вторичная клеточная пластинка закладывается почти одновременно через весь фрагмопласт (табл. II, *5*). Две вторичные клеточные пластинки соприкасающихся вторичных фрагмопластов также могут соединиться вдоль прямой линии (верхняя часть табл. II, *1*). Иногда наблюдаются случаи, когда к одной точке с разных сторон сходятся и соединяются три клеточных пластинки (табл. II, *2*, слева).

В тех редких случаях, когда ядра двух телофатических фигур располагаются по углам прямоугольника, первичные клеточные пластинки

[1] Здесь и в дальнейшем понятие прямая линия употребляется довольно условно, поскольку клеточные пластинки всегда бывают более или менее волнистыми.

соединяются одна с другой, образуя прямую линию. В дальнейшем из одной точки этой, теперь уже общей клеточной пластинки, под прямым углом к ней в разные стороны начинают распространяться вторичные клеточные пластинки, и образуется крестообразная фигура. Встречаются также Т-образные фигуры, когда под прямым углом к уже образовавшейся клеточной пластинке закладывается одна новая пластинка (табл. II, *3*).

Позже всего образование клеточных пластинок происходит на третичных фрагмопластах. Такой случай показан на рис. 1 и табл. II, *6*, где в двухъядерной клетке видно образование третичной клеточной пластинки.

Как указывал Юнгерс (1931), в начале клеткообразования из общей цитоплазмы за счет первичных и вторичных пластинок как бы вырезаются обычно многоядерные участки (табл. I, *2*; табл. II, *1*). В дальнейшем в результате образования новых вторичных и третичных клеточных пластинок эти участки делятся, как правило, на одноядерные клетки, хотя и после полного завершения клеткообразования среди одноядерных клеток встречаются изредка многоядерные клетки (табл. II, *7*).

Представляет интерес обсуждение причи́н образования многоядерных клеток. Ответ на вопрос о причинах появления таких клеток, очевидно, нужно искать в понимании клеткообразования как динамического процесса, требующего определенного промежутка времени. Как указывалось, клеткообразование начинается с формирования первичных клеточных пластинок; по этой причине в одной клетке не могут оказаться сестринские ядра. Ядра, между которыми образуются вторичные фрагмопласты, также «успевают» отделиться друг от друга вторичной клеточной пластинкой. Лишь ядра, которые в силу своего пространственного положения должны отделиться друг от друга третичными пластинками, могут оказаться в одной клетке, поскольку заложение третичных клеточных пластинок происходит в последнюю очередь; и не исключено, что в ряде случаев к этому времени состояние ядер (наступление типичной интерфазы) и цитоплазмы исключает возможность заложения фрагмопластов, и, следовательно, заложения клеточных пластинок. Внимательный анализ двухъядерных клеток, лежащих рядом с одноядерными, в ранней интерфазе или поздней телофазе, когда еще можно найти пары сестринских ядер, показывает, что во всех случаях в одну клетку попали ядра, которые должны были бы отделиться третичными клеточными пластинками (табл. I, *2*; табл. II, *6*). Встречаются также случаи, когда и на некоторых третичных фрагмопластах клеточные пластинки успевают полностью заложиться.

Возникает вопрос, что должно происходить с клеточными пластинками, которые начали закладываться, но не успели полностью заложиться. Они могут, по-видимому, или разрушаться, подобно тому, как это происходит с «лишними» участками клеточных пластинок (возможно, именно это мы видим на табл. II, *3* и *4*, соответственно, в двухъядерной и трехъядерной клетке), или, прекратив наращиваться, сохраниться в клетке до следующего цикла делений. Очевидно, что этот вопрос требует дополнительных исследований.

Существует также мнение, что одной из причин образования многоядерной клетки может быть близкое расположение несестринских ядер, так что между ними не закладывается фрагмопласт, а значит и клеточная пластинка (Jungers, 1931).

Клеточные пластинки часто представляются двойными (табл. I, *1*, *3*). Байер (1965) показал, что подобное явление связано с искривлением в одном или нескольких местах образующейся или уже образовавшейся клеточной пластинки.

ЛИТЕРАТУРА

Петрова Т. Ф. (1968). Цитоэмбриологическое исследование *Lilioideae*. Автореф. канд. дисс. — Романов И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Автореф. докт. дисс. — Соколов И. Д. (1972). Об измене-

нии порядка митотических делений при развитии эндосперма. Цитология и генетика, 6, 5. — B a j e r A. (1965). Cine micrographic analysis of cell plate formation in endosperm. Exptl. Cell. Research, 37 : 376—398. — E n z e n b e r g U. (1961). Beiträge zur Karyologie des Endosperms. Osterreich Bot. Zeitschr., 103, 3 : 245—285. — J u n g e r s V. (1931). Figures caryocinetiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'*Iris*. Cellule, 40, 3 : 291—354.

Донецкий государственный университет,
Донецк.

Получено 20 VII 1972.

S U M M A R Y

Cell formation in the lateral part of *Iris pseudacorus* L. endosperm has been studied on total preparations. Cell formation in multinuclear endosperm takes place as a result of successive laying of primary, secondary and tertiary cell plates in late telophase of recurrent cycle of division. Most of the cells thus formed are uninuclear. In some cases tertiary cell plates have no time to be layed and this is the main reason for the fewness of multinuclear cells.

УДК 575.321 : 582.263

К. Л. Виноградова

О РОДСТВЕ ПОРЯДКОВ *SCHIZOGONIALES* И *CYLINDROCAPSALES (CHLOROPHYTA)*

K. L. VINOGRADOVA. ON THE AFFINITY OF THE ORDERS *SCHIZOGONIALES* AND *CYLINDROCAPSALES* (*CHLOROPHYTA*)

В статье обсуждается сходство порядков *Schizogoniales* и *Cylindrocapsales*, проявляющееся во внутриклеточном строении, организации слоевища, размножении и развитии их представителей, и на этих данных обосновываются родственные связи этих порядков. Автор полагает, что только сравнение с цилиндрокапсовыми водорослями позволит объяснить происхождение сложного цикла развития празиолевых, относящихся к порядку *Schizogoniales*, и наличие в нем определенных стадий.

Систематическое положение празиолевых водорослей в настоящее время не вызывает споров. Их принято выделять в самостоятельный порядок *Schizogoniales*, поскольку особенности внутриклеточного строения и размножения этих водорослей с очевидностью показывают их обособленность от остальных пластинчатых *Chlorophyta*. О родственных связях и происхождении празиолевых в литературе сказано очень немного. В этом отношении можно сослаться лишь на работу Мейера (1961), который выделяет среди зеленых водорослей две эволюционных линии — с осевым и пристенным хлоропластом и предлагает свою филогенетическую схему *Chlorophyta*. В схеме К. И. Мейера (1961) празиолевые (порядок *Centrostromatales*) выводятся из нитчатых водорослей типа *Pleurococcus* Menegh. и *Cylindrocapsopsis* Iyengar, обладающих осевым хлоропластом. В последующих классификациях зеленых водорослей предложенная Мейером схема не нашла отражения. Это можно объяснить тем, что автор, используя лишь один цитологический критерий, не избежал его абсолютизации. Однако, не принимая целиком классификации Мейера, нельзя не согласиться с тем, что формы с осевым хлоропластом представляют самостоятельную эволюционную линию в пределах зеленых водорослей. Мысль об этом, выраженная в работе Мейера в наиболее законченной форме, высказывалась и ранее (Миллер, 1928; Fritsch, 1956). Исходя из этого и имея целью построение естественной системы *Chlorophyta*, необходимо искать родственные пластинчатым *Schizogoniales* группы среди нитчатых и далее — среди одноклеточных форм с осевым хлоропластом. Труднее предположить, что коренные изменения в клеточном строении могли произойти на поздней эволюционной ступени у сформировавшихся многоклеточных форм и что празиолевые отделились от пластинчатых ульвовых. Несомненно, их различия более глубоки и свидетельствуют о разделении форм с осевым и пристенным хлоропластом на стадии более простых морфологических структур. Поэтому встречающиеся и в настоящее время попытки сближения празиолевых и ульвовых только на основании сходства в организации слоевища (Ramanathan, 1964; Bourrelly, 1966) представляются необоснованными. К сожалению, альгология еще не располагает настолько полными сведениями об одноклеточных и колониальных зеленых водорослях, обладающих осевым хлоропластом, чтобы можно было (обобщив весь комплекс знаний об их строении и биологии) пред-

ставить происхождение и эволюцию в пределах группы водорослей с осевым хлоропластом от самых примитивных одноклеточных организмов.

Нитчатые водоросли с осевым хлоропластом большинством альгологов помещаются в качестве сем. *Cylindrocapsaceae* в порядок *Ulotrichales*. Основным аргументом для этого служит их аналогичное нитчатое строение. Однако ряд признаков сем. *Cylindrocapsaceae*, которые нельзя не считать принципиальными, всегда вызывал сомнение в достоверности систематического положения этого семейства. В последние годы, когда стало больше известно о размножении этих водорослей, проявилась тенденция выделения их в самостоятельный порядок *Cylindrocapsales* (Prescott, 1951; Desikachary, 1958). Это — немногочисленная группа с двумя родами — *Cylindrocapsa* и *Cylindrocapsopsis*, различающимися между собой особенностями размножения. Существует точка зрения, согласно которой предлагается выделить оба рода в качестве отдельных семейств в порядке *Cylindrocapsales* (Desikachary, 1958).

Нельзя не согласиться с теми, кто отделяет эти водоросли от порядка *Ulotrichales*, поскольку свойственные им черты внутриклеточного строения и размножения у улотриксовых не встречаются. Однако, как показало сравнительное изучение, признаки, отличающие цилиндрокапсовые водоросли от улотриксовых, в то же время сближают их с представителями порядка *Schizogoniales*.

Водоросли порядков *Cylindrocapsales* и *Schizogoniales* имеют одинаковое внутриклеточное строение. Оно характеризуется одним осевым хлоропластом, одним центральным пиреноидом и положением ядра в боковой вырезке хлоропласта.

Организация слоевища также обнаруживает определенное сходство. Виды *Cylindrocapsa* и *Cylindrocapsopsis* имеют нитчатое однорядное слоевище, которое в отдельных участках может становиться двухрядным или многорядным. Такое же строение можно найти у *Hormidium* и *Schizogonium*, водорослей из порядка *Schizogoniales*, которые считаются стадиями в развитии пластинчатой *Prasiola*, способными к длительному самостоятельному существованию. Различие, заключающееся в том, что у цилиндрокапсовых образование многорядной структуры — менее регулярное явление, отражает, по-видимому, сравнительную простоту их организации.

Особенностью цилиндрокапсовых водорослей является наличие у них, кроме индивидуальных клеточных оболочек, толстой слизистой общей оболочки, в которую заключена вся нить. Подобное развитие общей для всего слоевища оболочки отмечается и у *Prasiola*. У ряда видов она сохраняется и в период размножения, так что споры и гаметы после разрушения индивидуальных клеточных оболочек освобождаются в пространство, заключенное в общую оболочку (Friedmann, 1959).

Таким образом, в организации слоевища, в клеточном строении, в способе возникновения многоклеточности (о чем можно судить по строению оболочек) у цилиндрокапсовых и празиолевых много общих черт. Единственное различие заключается в размерах клеток: у празиолевых клетки заметно мельче, чем у цилиндрокапсовых. Это различие, однако, нельзя считать принципиальным, так как опыт систематики показывает, что формы мелкоклеточные и крупноклеточные могут соседствовать не только в одном семействе, но и в одном роде.

Размножение и циклы развития чрезвычайно своеобразны как в одной, так и в другой группе, но и здесь можно выявить определенные черты сходства и проследить усложнение от цилиндрокапсовых к празиолевым.

Бесполое размножение у *Cylindrocapsa* осуществляется зооспорами, которые могут заменяться апланоспорами. Они образуются по одной или по 2—4 в каждой клетке и при прорастании дают нить (у улотриксовых и ульвовых в каждой клетке образуется множество зооспор). У празиол с достоверностью отмечаются только апланоспоры, которые также

образуются по одной или по 2—4 (8?) в каждой клетке (Friedmann, 1959) и при прорастании дают нить. Отсутствие зооспор у *Prasiola* можно объяснить специфическими условиями обитания, характерными для ряда видов этого рода. Интересно отметить, что как у цилиндрокапсовых, так и у празиолевых водорослей проростки прикрепляются не посредством первичного ризоида, а в результате утолщения и слизистой секреции оболочек.

Половой процесс в обеих группах оогамный, у улотриксовых и ульвовых водорослей не встречающийся.

В цикле развития *Prasiola* чередования спорофита и гаметофита как самостоятельных поколений, сменяющих друг друга, не наблюдается. Апланоспоры, служащие для бесполого размножения, непосредственной связи с половым поколением не имеют. Как и зиготы, они прорастают в вегетативный таллом, который потенциально способен функционировать и как спорообразующий, и как гаметообразующий; при этом гаметы и апланоспоры могут образовываться на одном и том же слоевище, не совпадая во времени. При переходе к половому размножению часть клеток в верхней половине слоевища подвергается последовательному делению и дает начало многослойной ткани. В пределах этой ткани хорошо различаются темные и светлые участки, располагающиеся попарно и соответствующие скоплениям женских и мужских клеток. Женские клетки крупнее мужских и образуют по сравнению с последними менее многочисленные скопления. В каждой клетке в конечном итоге образуется по одной гамете. Цитологический цикл в пределах рода *Prasiola* по крайней мере двух типов: гаплофазный и диплогаплофазный. Первый известен у пресноводного вида *P. japonica*, у которого мейоз зиготический и диплоидна только зигота. У более специализированных (морских) видов, таких как *P. stipitata*, *P. meridionalis*, мейоз происходит в клетках диплоидного слоевища при переходе к половому размножению (Friedmann, 1959; Cole a. Akintobi, 1963).

Попытки объяснить необычную структуру полового слоевища и различные стадии в цикле развития празиолевых сопряжены со значительными трудностями вследствие своеобразия их размножения и развития. Наиболее хорошо изучен и наиболее подробно обсуждается в литературе жизненный цикл *P. stipitata* и *P. meridionalis* (Friedmann, 1959; Cole a. Akintobi, 1963). Согласно Фридману, скопления гаплоидных клеток одного пола можно рассматривать как многогнездные спорангии или как гаметофиты, поскольку они представляют (как полагает Фридман) самостоятельную ядерную и соматическую фазы. Предпочитая второе объяснение, Фридман считает, что диплоидная фаза половых растений соответствует диплоидному спорофиту, на котором в результате мейоза образуются споры. В противоположность диплоспорам (-апланоспорам) Фридман называет их мейоспорами. Мейоспоры не покидают растения, а развиваются в гаметофиты. Последние не только остаются прикрепленными к мейоспорофиту, но и развиваются в пределах его общей оболочки. В этом случае каждая пара скоплений женских и мужских клеток происходит от одной диплоидной клетки (мейоцита) в результате первого, мейотического, деления и последующих митозов.

Хотя предложенная Фридманом интерпретация во многом интересна, ее нельзя считать исчерпывающей, поскольку она не отвечает на ряд важных вопросов. Во-первых, трудно согласиться с интерпретацией половой ткани как самостоятельного поколения — гаметофита, прорастающего in situ, поскольку все клетки этой ткани превращаются в гаметы и собственно вегетативная ткань гаметофита отсутствует даже в редуцированной или зачаточной форме. Во-вторых, ни одно из объяснений не отвечает на вопрос, что такое гаметангий у празиолевых: одна клетка, дающая одну гамету, весь участок клеток одного пола или часть его. В-третьих, как объяснить, что подобное расположение скоплений женских и мужских клеток наблюдается также у видов *Prasiola* с зиготичес-

ким мейозом, у которых слоевище, дающее начало половой ткани, гаплоидно? (Fujiama, 1955).

По-видимому, удовлетворительный ответ на все эти вопросы нельзя получить, если в интерпретации цикла развития *Prasiola* исходить из тех явлений, которые обычно происходят в циклах развития большинства зеленых водорослей. Наоборот, анализ данных по биологии цилиндрокапсовых водорослей (Iyengar, 1957; Ramanathan, 1964) показывает, что только сравнение с *Cylindrocapsales* поможет объяснить происхождение цикла развития празиолевых и наличие в нем определенных стадий.

При переходе к половому размножению у *Cylindrocapsa* отдельные клетки нитей преобразуются в оогонии и антеридии; при этом нити могут быть гомоталличными и гетероталличными. Оогонии образуются по одному в каждой клетке в результате увеличения ее размеров и изменения содержимого. При образовании антеридиев любая вегетативная клетка делится на ряд более мелких клеток, каждая из которых дает два или более антерозоидов и, таким образом, одна вегетативная клетка дает начало нескольким гаметангиям, а не одному, как обычно у зеленых водорослей (насколько известно в настоящее время, слоевище *Cylindrocapsa* гаплоидно, диплоидная фаза ограничена ооспорой). Логично предположить, что скопления половых клеток у *Prasiola* имеют такое же происхождение, как и у *Cylindrocapsa*, с той лишь разницей, что у *Prasiola* делению подвергаются не только мужские, но и женские клетки. У *Cylindrocapsopsis*, кроме зооспор, служащих для бесполого размножения, имеются зооспоры, непосредственно связанные с половым размножением. Перед их образованием клетки отделяются от нитей в результате желатинизации оболочек. В каждой клетке образуется по одной зооспоре. После краткого периода плавания споры оседают на тех же или других водорослях и прорастают в одноклеточные половые растения. Одни из них, увеличиваясь в размерах, без деления преобразуются в оогонии, тогда как другие делятся на 2—4 дочерних протопласта, каждый из которых развивается в антерозоид. На первый взгляд размножение *Cylindrocapsopsis* довольно резко отличается от такового *Cylindrocapsa*, что дает повод некоторым специалистам относить их к разным семействам (Desikachary, 1958). Однако в настоящее время размножение большинства видов *Cylindrocapsa* остается неизученным, и имеется предположение, что циклы развития некоторых видов *Cylindrocapsa* и *Cylindrocapsopsis* подобны. Это позволяет думать, что по мере изучения биологии цилиндрокапсовых будут обнаружены переходные формы, сближающие оба рода и обнаруживающие более тесную связь цилиндрокапсовых с празиолевыми водорослями. На основе того, что известно в настоящее время, можно предположить, что исходным типом цикла развития для всех обсуждаемых родов был тип *Cylindrocapsopsis*, у которого гаметофит представлен самостоятельным поколением. Тип *Cylindrocapsa* образовался, вероятно, в результате редукции гаметофита и прорастания спор in situ, а цикл развития *Prasiola* произошел в результате изменения и усложнения цикла развития *Cylindrocapsa*. В более законченной форме эволюцию циклов развития в данной группе водорослей окажется возможным представить только в результате накопления достаточно подробных сведений о различных аспектах их размножения. Здесь автору хотелось лишь обратить внимание альгологов на то, что именно в группе цилиндрокапсовых следует искать исходные черты цикла развития празиолевых.

Таким образом, проведенное сравнительное изучение показывает, что наличие в пределах *Cylindrocapsales* и *Schizogoniales* ряда общих черт вряд ли можно расценивать как случайное сходство; скорее всего это свидетельствует о родственных связях нитчатых цилиндрокапсовых и пластинчатых празиолевых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Мейер К. И. (1961). О филогении зеленых водорослей (*Chlorophycophyta*). Бот. ж., 46, 8. — Миллер В. В. (1928). К филогенетической систематике зеленых

водорослей. Дневн. Всес. съезда ботаников в Ленинграде. — Bourrelly P. (1966). Les algues d'eau douce. I. Les algues vertes. — Cole K. a. S. Akintobi. (1963). The life cycle of *Prasiola meridionalis* Setchell and Gardner. Canad. J. Bot., 41. — Desikachary T. V. (1958). Taxonomy of algae. Mem. Ind. Bot. Soc., 1. — Friedmann I. (1959). Structure, life history, and sex determination of *Prasiola stipitata* Suhr. Ann. Bot., N. S., 23, 92. — Fritsch F. E. (1956). The structure and reproduction of the algae, 1. — Fujiama F. (1955). Life history of *Prasiola japonica*. J. Fac. Fish. Animal Husbandry Hiroshima Univ., 1, 1. — Iyengar M. O. P. (1957). On the structure and life history of *Cylindrocapsopsis indica* gen. et sp. nov. a new member of the *Cylindrocapsaceae*. J. Madras Univ., 27B. — Prescott G. W. (1951). Algae of the Western Great Lakes area exclusive of Desmids and Diatoms. Cranbrook Inst. Sci., Bull., 31. — Ramanathan K. R. (1964). *Ulotrichales*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 28 V 1973.

SUMMARY

The article discusses the similitude of algae from the orders *Schizogoniales* and *Cylindrocapsales*, observed in their thallus organization, intracellular structure, reproduction and development. The conclusion is drawn about the existence of affinitive connections between the two groups. Dwelling on the modern knowledge of the biology of both orders of algae the author assumes that the initial features of the complicated and original life cycle of *Prasiola* must be sought for in the life histories of *Cylindrocapsales*.

УДК 51 : 001.8 : 581.14 : 581:45

Б. Р. Васильев, Н. А. Звонцова и В. М. Шмидт

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОСТА ЛИСТЬЕВ *NICOTIANA RUSTICA* L. И *ZEA MAYS* L.

B. R. VASILIEV, N. A. ZVONZOVA AND V. M. SCHMIDT. MATHEMATICAL ANALYSIS OF *NICOTIANA RUSTICA* L. AND *ZEA MAYS* L. LEAF GROWTH

На основе предложенной ранее математической методики анализа роста (Васильев и др., 1973) изучены особенности роста листьев двух видов растений в связи с положением этих органов в системе побега. Утверждается, что окончательный размер листа зависит не столько от продолжительности, сколько от скорости его роста. Сравниваются параметры роста листьев указанных представителей двудольных и однодольных покрытосеменных.

При выращивании *Nicotiana rustica* L. (популяция из Петергофского биологического института) и *Zea mays* L. (сорт Буковинская III) в вегетационных домиках в сосудах с керамзито-песчаной смесью на растворе Кнопа при достаточно стабильных условиях температуры, освещенности и водоснабжения выяснилось, что рост всех листьев этих растений подчиняется логистическому закону. Это позволило произвести анализ роста листьев обоих видов по ранее разработанной нами методике (Васильев и др., 1973). Задачей данного исследования явилось изучение особенностей роста листа в зависимости от его положения на побеге. Для сравнения были взяты представители двудольных и однодольных однолетников, формирование годичного побега которых протекает в процессе открытого роста.

Основные параметры роста листьев модельных растений обоих видов, рассчитанные в соответствии с упомянутой выше методикой, приведены в табл. 1 и 2, а соответствующие кривые роста листьев *Nicotiana rustica* изображены на рис. 1 (графические иллюстрации для *Zea mays* в значительной мере аналогичны). Проследим некоторые тенденции изменчивости параметров роста в зависимости от положения (номера) листа на побеге.

Окончательный размер листа (A) у обоих видов подчиняется известной закономерности возрастной изменчивости органов, отмеченной Н. П. Кренке (1940), достигая максимума в средней части побега.

Этому же правилу следует изменчивость параметра a логистических кривых роста листьев. Размах варьирования этого параметра в пределах побега у обоих видов примерно одинаков (0.5—0.7), но сами значения этого коэффициента у *Z. mays* значительно выше.

Коэффициент b у листьев *N. rustica* варьирует незначительно, не обнаруживая сколько-нибудь существенной тенденции. Однако у *Z. mays* этот параметр следует упомянутой выше закономерности возрастной изменчивости органов, будучи максимальным в средней части побега. Среднее абсолютное значение данного коэффициента у *Z. mays* заметно выше (0.1616), чем у *N. rustica* (0.1203).

Параметр $\bar{x}$, показывающий время наступления второго критического возраста листа (т. е. дату, когда орган достигает 50% окончательного

ТАБЛИЦА 1

Параметры роста листьев *Nicotiana rustica* L.

Номер листа	A	a	b	$\bar{x}$	$\bar{x}_2-\bar{x}_1$	$\bar{y}'$	$\bar{y}''_{1,2}$
4	108	1.0800	—0.0939	11.5	12.2	5.8	±0.49
5	166	1.6391	—0.1314	12.5	8.7	12.6	±1.46
6	208	1.8251	—0.1527	12.0	7.5	18.3	±2.47
7	235	1.6347	—0.1179	13.9	9.7	15.9	±1.67
8	267	1.6530	—0.1353	12.2	8.5	20.8	±2.46
9	245	1.5000	—0.1200	12.5	9.5	16.9	±1.80
10	250	1.7335	—0.1232	14.1	9.3	17.7	±1.94
11	205	1.5606	—0.1170	13.3	9.8	13.8	±1.43
12	163	1.5564	—0.1224	12.7	9.3	11.5	±1.25
13	170	1.8000	—0.1161	15.5	9.8	11.4	±1.17
14	112	1.3410	—0.0990	13.5	11.6	6.4	±0.56
15	115	1.1711	—0.1038	11.3	11.0	6.9	±0.63
16	110	1.3345	—0.1125	11.9	10.2	6.9	±0.71
17	80	1.2300	—0.1386	8.8	8.2	6.4	±0.78

Примечание. A — окончательный размер листа (в мм),
a, b — коэффициенты логистической кривой,
$\bar{x}$ — второй критический возраст листа в сутках,
$\bar{x}_2-\bar{x}_1$ — продолжительность второй фазы роста в сутках,
$\bar{y}'$ — максимальная скорость роста (в мм) за сутки,
$\bar{y}''_{1,2}$ — максимальное ускорение и торможение роста (в мм) за сутки^2.

ТАБЛИЦА 2

Параметры роста листьев *Zea mays* L.

Номер листа	A	a	b	$\bar{x}$	$\bar{x}_2-\bar{x}_1$	$\bar{y}'$	$\bar{y}''_{1,2}$
4	322	1.3243	—0.1109	11.9	10.3	20.5	± 2.02
5	451	2.4099	—0.1792	13.4	6.4	46.5	± 7.39
6	653	2.5783	—0.2026	12.7	5.6	76.1	±13.67
7	820	2.6358	—0.2045	12.9	5.6	96.1	±17.50
8	950	2.6417	—0.1566	16.9	7.3	85.6	±11.89
9	920	2.9669	—0.1741	17.0	6.6	92.2	±14.23
10	860	2.5662	—0.1592	16.1	7.2	78.8	±11.12
11	765	2.4496	—0.1555	15.7	7.3	68.5	± 9.44
12	680	1.9631	—0.1122	17.5	10.2	43.9	± 4.37

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1.

размера), обнаруживает значительный разброс, обусловленный в определенной мере тем, что дата заложения каждого листа на конусе нарастания пока еще не могла быть определена точно. Поэтому окончательные выводы о характере связи этого параметра с номером листа делать преждевременно.

Вторая фаза листьев роста, продолжительность которой определяется промежутком времени $\bar{x}_2-\bar{x}_1$ (Васильев и др., 1973), составляет примерно 8—12 дней у *N. rustica* и 6—10 дней у *Z. mays*.

Максимальная скорость ($\bar{y}'$) и максимальное ускорение ($\bar{y}''$) роста листьев у обоих видов варьируют в соответствии с кривой возрастной изменчивости Кренке и сильно коррелируют с размером листа (A), будучи наибольшими в средней части побега. Значения этих параметров у *Z.mays* в 5—7 раз превышают соответствующие значения у *N. rustica*.

Если размеры листьев в процессе их роста выразить в процентах от их окончательных размеров (A), установив тем самым единую верхнюю асимптоту, равную 100%,[1] то кривые роста листьев расположатся так,

[1] Этот же прием был использован Робертсоном (Robertson, 1915) при составлении таблицы для определения в любой момент скорости процесса, развивающегося по логистическому закону.

как показано на рис. 2. При этом подчеркивается сходство кривых роста всех листьев побега. Расстояния между точками перегиба (T_2) этих кривых позволяют косвенно судить о величине и изменении пластохрона по мере развития побега. Указанные интервалы у обоих видов составляют от 1 до 5 дней и обнаруживают заметную тенденцию к укорочению с увеличением возраста растений. Приведенные цифры хорошо согласуются с имеющимися в литературе данными о величине пластохрона у кукурузы (Abbe, Phinney, 1951; Abbe, Phinney, Baer, 1951; Abbe, Stein, 1954).

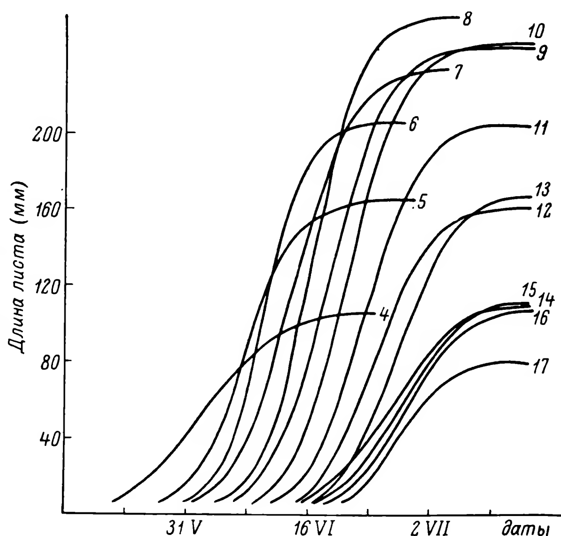


Рис. 1. Кривые роста листьев *Nicotiana rustica*

Номер кривой соответствует номеру листа.

Сходство кривых роста всех листьев побега каждого из исследованных нами растений еще больше подчеркивается при совмещении точек перегиба (T_2). Получается пучок кривых, расположенных таким образом, что они пересекаются в одной точке, причем две крайние из них (рис. 3 и 4) дают представление о размахе варьирования логистических кривых роста листьев в пределах побега каждого вида. Как видно из рисунков, этот размах весьма мал.[1] Поэтому практически можно приближенно описать рост всех листьев данного вида одной усредненной функцией (рис. 3 и 4),

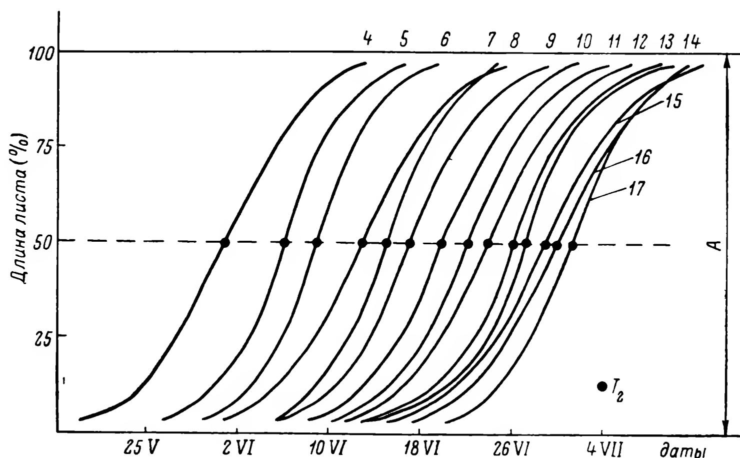


Рис. 2. Кривые роста листьев *Nicotiana rustica* L., приведенные к общей асимптоте.

Номер кривой соответствует номеру листа.

для чего необходимо только рассчитать средние арифметические значения параметров a и b логистических кривых.

Надо заметить, что наибольшие отклонения от усредненной функции наблюдаются у самых нижних и у самых верхних листьев побега. Нижние листья у кукурузы являются зародышевыми (по существу двулет-

[1] По нашим данным, этот размах несколько больше у *Zea mays*, что, однако, могло быть вызвано техническими трудностями и погрешностями измерения листьев у данного объекта, отразившимися на величине коэффициента b и дисперсии признака.

ними), а у махорки они закладываются в процессе открытого роста еще весьма маломощным конусом нарастания. Корневые системы обоих растений в это время развиты слабо. Что касается верхних листьев, то на их рост сильное влияние оказывает подготовка к переходу (кукуруза) или уже совершившийся переход (махорка) растений в генеративную фазу. Таким образом, заложение и рост самых нижних и самых верхних листьев протекают в условиях иного физиологического состояния растений, что и вызывает смещение соответствующих кривых относительно кривых роста всех остальных листьев побега, развивающихся в относительно более сходных условиях.

Полученные данные позволяют сделать несколько замечаний общего и частного порядка.

Результаты нашего исследования не соответствуют имеющемуся в литературе (Синнот, 1963) утверждению, что окончательный размер органа растения определяется продолжительностью роста, а не его скоростью,

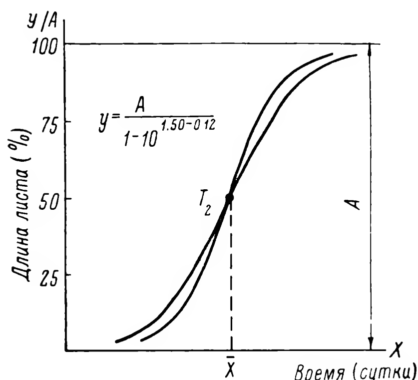


Рис. 3. Схематическое изображение пределов варьирования кривых роста листьев *Nicotiana rustica* L. и усредненная функция.

Пояснения в тексте.

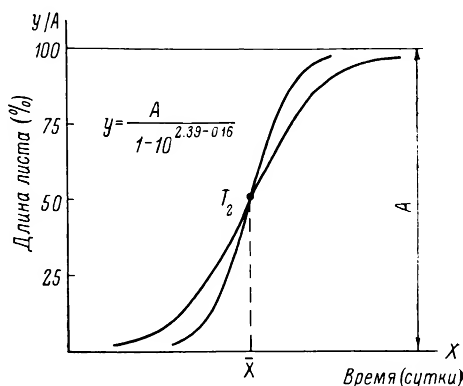


Рис. 4. Схематическое изображение пределов варьирования кривых роста листьев *Zea mays* L. и усредненная функция.

Пояснения в тексте.

которая хотя бы на некоторых его этапах постоянна и, более того, одинакова как у крупных, так и у мелких одноименных органов. В нашей предыдущей работе (Васильев и др., 1973) было показано теоретически, что в случае подчинения роста логистическому закону его скорость никак не может быть постоянной.

Из табл. 1 и 2 видно, что листья в пределах побега у каждого вида могут резко отличаться своей длиной (A), тогда как продолжительность основной фазы роста $\tilde{x}_2-\tilde{x}_1$ варьирует гораздо слабее. Расчеты показали, что связь между этими двумя параметрами статистически недостоверна. Но если при более или менее одинаковой продолжительности роста листья имеют очень различные окончательные размеры, то это может быть объяснено только существенными различиями в скорости роста листьев, занимающих разное положение на побеге. Действительно, данные тех же таблиц показывают, что окончательный размер листа (A) в сильной мере зависит от скорости и ускорения роста (коэффициенты ранговой корреляции (τ) между параметрами A и $\bar{y}'$, а также между A и $\bar{y}''$ у обоих видов составляют 0.5—0.6 и достоверны с вероятностью $P > 0.99$). Это положение легко доказывается и теоретически. Было установлено (Васильев и др., 1973), что максимальная скорость роста ($\bar{y}'$) определяется следующим образом:

$$\bar{y}' = 0.5756 \cdot A \cdot |b|,$$

откуда

$$A = \frac{\bar{y}'}{0.5756} \cdot |b|,$$

т. е. окончательный размер органа прямо пропорционален максимальной скорости роста, но зависит также и от параметра b.

С другой стороны из табл. 1 и 2 видно, что при одинаковых значениях коэффициента b максимальная скорость роста ($\bar{y}'$) может быть разной (например, 8-й и 17-й листья *N. rustica* или 4-й и 12-й листья *Z. mays*). По-видимому, коэффициент b отражает действие какого-то регулирующего (вероятно, наследственного) фактора, определяющего в каждый момент соотношение скорости роста и размера органа.

Выше уже отмечалось, что скорость и ускорение роста листьев *Z. mays* в 5—7 раз выше, чем у *N. rustica*. Разумеется, это отражается и на разнице в окончательной длине листьев этих двух видов. Причины различия скоростей роста органов у растений пока еще неизвестны. Однако резкое различие этих величин у наших объектов нельзя не поставить в связь с гораздо более мощной корневой системой *Z. mays* по сравнению с *N. rustica* и почти полным отсутствием маргинального роста листа у первого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Н. А. Звонцова, И. П. Савинов, В. М. Шмидт. (1973). Математический анализ роста листьев. Бот. ж., 58, 9. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Abbe E. C., B. O. Phinney. (1951). The growth of the shoot apex in maize: external features. Amer. J. Bot., 38 : 737—744. — Abbe E. C., B. O. Phinney, D. F. Bear. (1951). The growth of the shoot apex in maize: internal features. Amer. J. Bot., 38 : 744—751. — Abbe E. C., O. L. Stein. (1954). The growth of the shoot apex in maize: embryogeny. Amer. J. Bot., 41 : 285—293. — Robertson T. B. (1915). Tables for the computation of curves of autocatalysis with special reference to curves of growth. Univ. Calif. publ. physiol., 4 : 211—228.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 26 III 1973.

SUMMARY

On the basis of a mathematical method of growth analysis proposed earlier (Vasilyev, Zvonzova, Savinov, Shmidt, 1973) the authors have studied the growth peculiarities of *Nicotiana rustica* and *Zea mays* leaves connected with their position in the shoot system. Similar and different features in the growth parameters of these annual representatives of two *Anthophyta* classes are recorded. It is pointed out that the final size of the leaf depends much more on the speed of growth, than on its duration, the latter being much the same in all leaves of the shoot within each species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582 : 582.677.5

Нгуен Тьен Бан

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *GONIOTHALAMUS* (BLUME) HOOK. F. ET THOMS. *(ANNONACEAE)*. II

NGUYEN TIEN BAN. ON THE TAXONOMY OF THE GENUS *GONIOTHALAMUS* (BLUME) HOOK. F. ET THOMS. (*ANNONACEAE*). II

IV. Конспект рода *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms.[1]

Gen. *Goniothalamus* (Blume) Hook. f. et Thoms., 1855 : 155. — *Polyalthia* sect. *Goniothalamus* Blume, 1830 : 71 et 79. — *Beccariodendron* Warb., 1891 : 452.

Typus: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Subgen. 1. *Truncatella* Ban.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et. Thoms.

Sect. 1. *Infundibulistigma* Ban.

Typus: *G. sesquipedalis* (Wall.) Hook. f. et Thoms.

Subsect. 1. *Polyspermi* Ban.

Typus: *G. philippinensis* Merr.

1. *G. philippinensis* Merr. 1908a : 135. — *G. mindanaensis* Elmer, 1913 : 1712. — Typus: Mindanao, Clemens, 1049 (NY!); typus *G. mindanaensis* : Mindanao, Elmer 14024 (NY!).

Описан с Филиппин. Один из самых примитивных, с нашей точки зрения, видов данного рода.

G. philippinensis var. **ramosii** Ban var. nov. — A varietate typica petalis crassiusculis ovato-lanceolatis acuminatis (non late ellipticis et obtusiusculis) et foliis supra nitidis differt.

Typus: Philippine, Mindanao, Davao, mt. Mayo, Ramos and Edano 49470 (Holotypus — NY!). — Paratypi: Isl. Dinagat, Ramos and Convocar 83815 et 83861 (NY!); Isl. Samar, Ramos 1639 (NY!).

2. *G. lancifolius* Merr. 1919a : 385. — Typus: Luzon, Fenix 29992 (NY!).

---

[1] В первой части (3 раздела) нашей работы (опубликованной в Бот. журнале, 1974, том 59, № 4) были обсуждены основные критерии таксонов (для новых таксонов приведены латинские диагнозы) и возможные направления эволюции морфологических признаков в роде *Goniothalamus*. Настоящий раздел посвящен краткому обзору всех исследованных таксонов данного рода. Порядок их расположения соответствует системе, приведенной в предыдущей части работы. Кроме того, здесь описываются некоторые новые разновидности и приводятся новые комбинации для таксонов рангом ниже вида.

С целью экономии места в нижеследующем перечне вместе с названием таксонов указываются их авторы, год опубликования таксонов и номера страниц, на которых приводятся их названия. Первоначальные источники, в которых опубликованы таксоны, читатель найдет в списке литературы, в первой части работы. Там же приведены все цитируемые в тексте ссылки.

Встречается на Филиппинах. Меррилл (Merrill, 1919a : 385) относит этот вид к группе, в которой, по его мнению, он родствен *G. malayanus*. Однако по строению стилодия, рыльца и лепестков *G. lancifolius* наиболее близок к *G. philippinensis*, от которого он отличается лишь формой и величиной листьев и плодиками с более короткой ножкой.

3. *G. howii* Merr. et Chun, 1940 : 60, fig. 4. — Typus: Hainan, How 72219 (?).[1] — Paratypi: Hainan, How 72525 (BM!), Liang 62599 et 62285 (NY!), Wang 33998, 34546 et 36712 (NY!).

Известен лишь на о. Хайнань. Родство с предыдущими видами хорошо выражено. От них он отличается более мелкими лепестками и опушением семян.

4. *G. laoticus* (Fin. et Gagnep.) Ban. — *Mitrephora laotica* Fin. et Gagnep. 1907б : 87. — Typus: Laos, Pak-lay, Thorel 3364 (P).

Распространен в Лаосе и в Таиланде (Siam). Хотя этот вид имеет своеобразное веретеновидное рыльце и завязь с 8—10 семезачатками, расположенными в двух рядах вдоль вентрального шва, его можно включить в эту подсекцию, где он наиболее близок к *G. howii*. Габитуально он сходен также с *G. chinensis*, а в меньшей степени с *G. gardneri*, однако у обоих последних видов цветки пазушные, завязь волосистая, с 1—2 семязачатками. Среди видов *Goniothalamus* из Таиланда, листья этого вида очень сходны с листьями *G. calvicarpus*, у которого, однако, надсвязник остроконечный, семезачатков 1—2, стилодий и рыльце другого характера.

Subsect. 2. *Infundibuliformes* Ban.

Typus: *G. sesquipedalis* (Wall.) Hook. f. et Thoms.

5. *G. sesquipedalis* (Wall.) Hook. f. et Thoms. 1855 : 108. — *Guatteria sesquipedalis* Wall. 1832a : tab. 226. — *G. macrophylla* A. DC. 1832 : 42, non Blume. — Typus: India, Wallich cat. 6446 (K).

Распространен в Индии и Бирме. Отличается от вышеупомянутых видов меньшим числом семезачатков и листьями с хорошо выраженными боковыми жилками.

6. *G. expansus* Craib, 1925a : 11. — Typus : Siam, Kerr 7387 (BM!).

Описан из Таиланда. Вообще сходен с *G. sesquipedalis*, однако по строению чашелистиков, имеющих ясно выраженное пальчатое жилкование, он близок также к *G. tenuifolius*.

7. *G. chinensis* Merr. et Chun, 1934 : 6, tab. 1. — Typus: Kwangtung, Tso 23440 (NY!).

Встречается в Китае (в Куаньтуне и на Хайнане). Родствен *G. expansus*.

8. *G. chartaceus* Li, 1943 : 364. — Typus : Tonkin, Tsang 30097 (Isotypus — LE!).

Найден в Северном Вьетнаме (Тонкин). Ли (Li, 1943 : 364) считает свой вид близким к *G. elegans*. Однако его родство с *G. chinensis* также бесспорно.

9. *G. elegans* Ast [1938a : 97, fig. 8, descr. gallic], 1938b : 52. — Typus: Annam, Poilane 13332 (P).

Описан из Центральной части Вьетнама (Annam). Тесно связан с *G. wightii* и *G. chartaceus*, в частности по характеру листьев и морфологии цветка; от них рассматриваемый вид отличается главным образом голой завязью, а от *G. wightii*, кроме того, — строением рыльца.

10. *G. tenuifolius* King, 1892 : 71 (320). — *G. kuntleri* King, 1892 : 73 (322). — *G. caudifolius* Ridley, 1914 : 324. — Typus (syntypi): Perak, King 3019, Wray 3379 et 13558 (K).

Широко распространен в Малайзии.

11. *G. undulatus* Ridley, 1920 : 81. — *G. latestigma* Fischer, 1927 : 204, fig. text. — Typus: Lower Siam, Kloss 6836 (K, SING).

Описан из Нижнего Таиланда (Lower Siam), встречается также в Бирме. Примыкает к *G. tenuifolius*.

---

[1] Неизвестно, где хранится действительный тип названного вида (How 72219). В то же время образец «How 72220» (BM!) значится как «Type». Однако последний номер не был упомянут Мерриллом и Чуном в первоописании.

12. *G. tamirensis* Pierre ex Fin. et Gagnep. 1906 : 119, tab. 9. — Lectotypus: Cambodge, Thepong, Pierre 744 (Isolectotypi — LE, NY!).

Встречается во всех странах Индокитая, но в Северном Вьетнаме еще не найден. В этой подсекции он вместе со следующими видами составляет особую группу, у представителей которой завязь голая.

G. tamirensis var. *kamputensis* Fin. et Gagnep. 1906 : 119. — Typus: Cambodge, Kampot, Pierre 744 B (Isolectotypus — LE!).

Описан из Камбоджи. От типовой разновидности отличается главным образом более длинными, более узкими и менее волосистыми листьями.

13. *G. marcanii* Craib, 1922a : 167. — Typus: Siam, Marcan 143 (K). — Paratypus: Siam, Kerr 4129 (BM!).

Распространен в Таиланде, встречается также в Малайзии. Этот вид столь сходен с *G. tamirensis*, что Синклер (Sinclair, 1955 : 431) рассматривает его чуть ли не как «only a form» последнего.

14. *G. rufus* Miq. 1865 : 35. — Typus: Borneo, Korthals sine num. (LE!).

Известен лишь на Борнео. Вид характерен своеобразным очень длинным рыльцем (в 2 раза длиннее завязи).

15. *G. gabriacianus* (Baill.) Ast, 1938b : 52. — *Oxymitra gabriaciana* Baill. 1871 : 106. — *Goniothalamus saigonensis* Pierre ex Fin. et Gagnep. 1906 : 117, tab. 15. — Typus: Cochinchina, Lefevre 240 (P); syntypi *G. saigonensis*: Cochinchina, Thorel 387 (NY!), Harmand 706 (LE!), etc. . .

Распространен в Южном Вьетнаме (Cochinchina). Комбинация и синонимика приводятся по Аст. Весь материал (в том числе и синтипы), который мы исследовали, относится к названию *G. saigonensis*.

Здесь нужно отметить, что образцы под номером «Pierre 1758», присланные из Ботанического сада Нью-Йорка (NY), ошибочно значатся как «Type specimens». Экземпляр 1758, собранный Пьером в пров. Бариа (Baria, mt. Dinh) в августе 1867 г., никак не может быть типом определяемого названия (*G. saigonensis*). Кроме того, в пакете при этом гербарном листе хранятся отдельные фрагменты (листья и плоды), не относящиеся к названному номеру. Эти фрагменты скорее всего относятся к виду из сем. *Rubiaceae*. В то же время другой экземпляр номера «Pierre 1758», собранный в пров. Тайнинь (Tay ninh, Cai cong) 18 IV 1866, неправильно определен как *G. saigonensis*. Этот экземпляр (не имеющий цветков или плодов), очевидно, не принадлежит к роду *Goniothalamus* (а может быть и вообще к *Annonaceae*).

G. gabriacianus var. **coriaceifolius** Ban var. nov. — A varietate typica foliis coriaceis, nervis lateralibus subtus prominentibus et petiolis longioribus bene distancta.

Typus: Cochinchina. Bien hoa, Bao chan, Pierre sine num. III 1877 (Holotypus — BM!).

16. *G. touranensis* Ast. [1938a : 95 descr. gallic], 1938б : 52. — Syntypi: Annam, Tourane, Clemens 3390, 4187 (NY!).

Встречается в центральной части Вьетнама. Имеет много общего с *G. gabriacianus*.

Sect. 2. *Truncatella* Ban.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et Thoms.

Subsect. 3. *Multiseminales* Ban.

Typus: *G. malayanus* Hook. f. et Thoms.

17. *G. malayanus* Hook. f. et Thoms. 1855 : 107. — *G. dispermus* Miq. 1865 : 34. — *G. slingerandtii* Scheff. 1870 : 342. — Typus: Malacca, Griffith (n° 402) (K).

Широко распространен в Малайзии, на Борнео, Суматре и Банке. Обнаруживает родственные отношения с *G. lancifolius* и близкими к нему видами, имеющими завязь с многими семезачатками. По листьям он несколько напоминает *G. giganteus*.

18. *G. puncticulatus* Boerl. et Koord. in Koord.-Schum. 1910 : 19. — Typus: Sumatra, Koorders 15769 (=225) (BO?).

Описан с Суматры. Родствен *G. malayanus*. Характерен листьями с прозрачными точечками.

19. *G. puncticulifolia* Merr. 1922a : 383. — Typus: Mindoro, Ramos 39660 (PNH).

Встречается на Филиппинах. Очень близок к *G. puncticulatus*, особенно по листьям с прозрачными точечками. В первоописании Меррилл (Merrill, 1922a : 383) указывает, что по вегетативным органам этот вид сходен с *G. amuyon*.

20. *G. multiovulatus* Ast [1938a : 99 descr. gallic], 1938б : 52. — Syntypi: Annam, Clemens 4245 (NY!), 3437 (P); Poilane 1000, 1011 (P).

Встречается в центральной части Вьетнама. Среди видов с многочисленными семезачатками этот вид, возможно, близок к *G. howii*, однако он отклонился довольно сильно от последнего, в частности по характеру жилкования.

21. *G. amuyon* (Blanco) Merr. 1915 : 264. — *Uvaria amuyon* Blanco, 1837 : 463. — *Unona cauliflora* Blanco, 1845 : 323. Excl. syn. *Goniothalamus gitingensis* Elmer.[1] — Typus: Philippine, Tagalog, Amuyon (Merrill : species Blancoanae n° 803 — NY!).

Широко распространен на Филиппинах и является эндемом указанной местности (Merill, 1923 : 169). По всей вероятности, родствен *G. philippinensis*, в частности сходен с ним по количеству семезачатков, но от последнего хорошо отличается мелкими лепестками, голой завязью и цилиндрическим стилодием с цельным рыльцем. В этот вид мы включаем и образцы «Ramos and Edano 48007 et 48128», полученные нами из Ботанического сада Нью-Йорка (NY), и определенные как *G. trunciflorus*.

G. amuyon var. **ramosii** Ban var. nov. — A varietate typica filamento distincto, foliis nervis lateralibus subtus prominentibus percursis et fructiculi structura dissimili differt.

Typus: Luzon, Ramos and Edano 2918◡ (NY! — последняя цифра оторвана). — Paratypus: Luzon, Oro and Jundak 30627 (NY!).

Тип нашей новой разновидности был определен как *G. trunciflorus*. Однако по морфологии цветка (наружные лепестки 3.5—4 см дл. и около 5 мм шир., семезачатков 4—5) этот образец нельзя смешивать с подлинным *G. trunciflorus*, у которого наружные лепестки 6.5—9 см дл. и 2—3 см шир., а семезачатков 1—2. В то же время экземпляр «Oro and Jundak 30627», определенный как *G. amuyon*, имеет листья, не отличающиеся от листьев вышеуказанного номера, а плодики у него явно несходны с плодиками типичного *G. amuyon*.

22. *G. panayensis* Merr. 1920 : 251. — Typus: Panay, Martelino and Edano 35290 (PNH).

Описан с Филиппин и является здесь эндемом (Merrill, 1923 : 171). Автор вида (Merrill, 1920 : 251) указывает, что этот вид близок к *G. amuyon*, от которого отличается более крупными листьями и более мелкими цветками.

Subsect. 4. *Pauciseminales* Ban.

Typus: *G. gardneri* Hook. f. et Thoms.

23. *G. magnificus* Elmer, 1908a : 473. — Typus: Luzon, Elmer 7419 (Isotypus — LE!).

Описан с Филиппин. Обнаруживает некоторое сходство с *G. elmeri*; однако этот вид скорее всего связан с *G. philippinensis*, от которого он отдалился в направлении уменьшения числа семезачатков и имеет наружные лепестки гораздо меньшего размера. Меррилл (1923 : 171), вероятно, не прав, когда он включает *G. magnificus* в синонимы *G. philippinensis*.

24. *G. trunciflorus* Merr. 1906 : 10. — Typus: Luzon, Whilford 774 (PNH vel K?).

---

[1] Относительно названия *G. gitingensis* Elmer см. дальше, у вида под номером 26 — *G. elmeri*.

Меррилл (1923 : 171) считает этот вид эндемом Филиппин. По многим особенностям кажется, что он имеет сходство с *G. philippinensis*, но отличается меньшим числом семезачатков.

25. *G. giganteus* Hook. f. et Thoms. 1855 : 109. — *Uvaria gigantea* Wall. 1832б, cat. 6469 A et B (p. p.) nom. nud. non Engler. — Typus: In Penins. Malay. sylvis vulgaris Wallich, Griffith (K).

Широко распространен в Малайзии, Таиланде, на Суматре, Борнео и Филиппинах. Имеет очевидное родство с *G. trunciflorus*. Характерны плодики с гранулированным (зернистым) перикарпием, которые очень редко встречаются в данном роде.

Следует отметить, что наличие этого вида на Филиппинах мы указываем здесь на основании образцов «Ramos and Convocar 83868» и «Cuming 1746». Первый из перечисленных номеров, присланный нам из Ботанического сада Нью-Йорка (NY), был определен как *G. lancifolius*. Однако такие признаки, как завязь с 2 семезачатками, шиловидный, цилиндрический стилодий с мелким надрезанным на 2 лопасти рыльцем, побудили нас исключить его из определяемого названия. По форме листьев этот экземпляр также напоминает *G. giganteus*. В то же время образец «Cuming 1746» был приведен Мерриллом (1908а : 136) для *G. philippinensis*, а Ельмер (Elmer, 1913 : 1711) указывает на его сходство с образцом «Elmer 7419» — типом *G. magnificus*. Изучение экземпляра «Cuming 1746» (LE) убедило нас в том, что названный образец не принадлежит ни к *G. philippinensis* (так как семезачатков здесь 1—2, а не 3—5), ни к *G. magnificus* (из-за очень крупных наружных лепестков). Принадлежность номера «Cuming 1746» к *G. giganteus* весьма очевидна.

26. *G. elmeri* Merr. 1905 : 13. — *G. brunneus* Merr. 1916 : 9. — *G. oblongipetalus* Merr. in herbario. — Typus: Luzon, Elmer 6105 (NY!); typus *G. brunnei*: Luzon, Ramos 23680 (NY! — под названием *G. oblongipetalus*).

Широко распространен на Филиппинах и является здесь эндемом (Merrill, 1923 : 170).

G. elmeri var. **gitingensis** (Elmer) Ban stat. nov. — *G. gitingensis* Elmer, 1913 : 1710. — Typus: Sibuyan, mt. Giting-giting, Elmer 12507 (LE, NY!).

Описан с Филиппин. От типовой разновидности отличается лишь более кожистыми листьями и более ясно выступающими сверху боковыми жилками. Меррилл (1915 : 264) включил *G. gitingensis* в синонимы *G. amuyon*. Однако позднее он же (Merrill, 1923 : 170) рассматривал *G. gitingensis* как самостоятельный вид и писал, что этот таксон «very closely allied to *G. elmeri* Merr.» При сравнении типа *G. gitingensis* — «Elmer 12 507» (LE, NY) с образцами, фактически принадлежащими к *G. amuyon* (в том числе с экземпляром «Merrill : species Blancoanae, n° 803» — NY), мы выяснили, что у образца «Elmer 12507» завязь волосистая, с 1—2 семезачатками, стилодий шиловидный с надрезанным на 2 лопасти рыльцем и цветоножка при основании имеет 14—16 мелких прицветничков, расположенных в 2 ряда друг против друга. В то же время у *G. amuyon* завязь голая, с 3—5 семезачатками, стилодий цилиндрический с цельным рыльцем и цветоножка с 2—4 прицветничками. Вышеприведенные отличия позволили нам прийти к выводу, что нет основания рассматривать *G. gitingensis* как синоним *G. amuyon*. Названный таксон скорее всего является особой разновидностью *G. elmeri*.

G. elmeri var. **longipedicellatus** Ban var. nov. — A varietate typica pedicello longissimo (3.5—6 cm) basi bracteolis minutis 15—35, biseriatis praedito facile distinguitur.

Typus: Borneo, Clemens 30365 (Holotypus — NY!) — Paratypi: ibid., Clemens 27885 et 30364 (NY!).

27. *G. epiphyticus* Elmer, 1913 : 1711. — Typus: Mindanao, Agusan, Cabadbaran (mt. Urdaneta), Elmer 13 830 (NY!). — Paratypus: ibid., Elmer 13535 (NY!).

Найден на Филиппинах. Единственный в роде *Goniothalamus*, (а возможно и во всем сем. *Annonaceae*) вид, который описан как «epiphyte shrub». Его систематическое положение очень сомнительно. Описание этого вида

Ельмер (1913 : 1711) основывал лишь на неполном материале. Кроме характеристики листьев и молодых плодов, никаких морфологических признаков, в частности, таких важных, как характер тычинок, лепестков и чашелистиков, нельзя найти у типовых образцов или в оригинальном описании. Из двух номеров, приведенных Ельмером, образец «Elmer 13535 (NY) представляет собой «erect shrub» (по указанию коллектора) и заметно отличается от типа «Elmer 13830» (NY). По общему габитусу «Elmer 13535» весьма сходен с экземпляром «Elmer 13933» (NY), собранным в том же районе, где и типы рассматриваемого вида. Однако последний из названных образцов определен как *G. elmeri*. Возможно, *G. epiphyticus* не заслуживает ранга самостоятельного вида.[1] Под знаком вопроса мы сближаем его с *G. elmeri* и ожидаем окончательного решения в будущем.

28. *G. sibuyanensis* (Elmer) Merr. 1923 : 171. — *Uvaria sibuyanensis* Elmer, 1913 : 1747. — Typus: Sibuyan, Elmer 12322 (LE, NY!).

Описан с Филиппин и является эндемом названной местности (Merrill, 1923 : 171). Родство весьма не ясно, поскольку Ельмер (1913 : 1747) описал этот вид, основываясь лишь на материале плодоносящих образцов. После изучения типа названного таксона — «Elmer 12322» (LE, NY), нам кажется, что Меррилл был прав, когда перенес *Uvaria sibuyanensis* в род *Goniothalamus* (у основания цветоножки имеются многочисленные прицветнички). По листьям рассматриваемые экземпляры несколько напоминают *G. elmeri*. Но все же для уточнения этого вопроса требуются дальнейшие исследования.

29. *G. cylindrostigma* Airy-Shaw, 1939 : 285. — Typus: Sarawak, native collector 1334 (K).

Представлен на Борнео. Характерны узкопродолговатые или обратноланцетные листья величиной 50—60×6—10 см, влагалищевидный (сбоку расщепленный) стилодий и семезачатки в числе 2. По этим признакам названный вид очень сходен с *G. sesquipedalis*. Эйри-Шоу (Airy-Shaw, 1939 : 285), однако, указывает на его родство с *G. uvarioides*, описывая надсвязник «mitriformi». У *G. uvarioides* надсвязник остроконечный и семезачатков 4—8.

30. *G. fulvus* Hook. f. et Thoms. 1872 : 75. — Typus: Malacca, Griffith (n° 400) (CAL, K).

Встречается, по-видимому, только в Малайзии. Что касается его родственных связей, то Кинг (1893 : 87) включает его в группу, в которой этот вид отличается от *G. hookeri* лишь меньшими внутренними лепестками. Однако, на наш взгляд, он имеет иное происхождение, относясь к кругу родства *G. sesquipedalis*.

31. *G. mindorensis* Merr. 1925 : 453. — Typus: Mindoro, Ramos 41 017 (PNH, K?).

Описан с Филиппин. По характеру вегетативных органов, как уже указал Меррилл (1925 : 453), этот вид немного напоминает *G. philippinensis* и в меньшей степени сходен с *G. trunciflorus*. В то же время по строению цветка, особенно по лепесткам, *G. mindorensis* явно родствен *G. fulvus*, с одной стороны, и *G. stenopetalus*, с другой.

32. *G. velutinus* Airy-Shaw, 1939 : 286. — Typus: Sarawak, Richards 1559 (K).

Распространен на Борнео. Родствен *G. fulvus*.

33. *G. thomsonii* Thwaites, 1858 : 7. — Typus : Ceylon, Thwaites 3398 (Isotypus — LE!).

Известен на Цейлоне.[2] Имеет черты сходства с *G. velutinus* и *G. fulvus*.

34. *G. wightii* Hook. f. et Thoms. 1855 : 106. — Typus: In montibus Travancor ad Courtalam, Wight (K).

---

[1] В пользу этой точки зрения Меррилл (1923 : 170) указывает, что этот вид «perhaps not distinct from *G. elmeri*».

[2] В настоящее время Цейлон переименован в Шри Ланка. Однако в статье сохранено старое название острова, так как значительная часть сборов относится ко времени, когда он назывался Цейлоном.

Встречается в Индии. Характерны очень узкие листья и мелкие лепестки. Возможно, имеет родственную связь с *G. chartaceus* и *G. elegans*. Образцы «Wight 28» и «Wight 13+14», хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР (LE), очевидно, относятся к типовым материалам, но последний экземпляр («Wight 13+14») был определен как «*Uvaria near Heynei*».

35. *G. clemensii* Ban. — Typus: Sarawak, Clemens 32761 (NY!).

Описан с Борнео. Близок к *G. holttumii*; имеет некоторое сходство с *G. andersonii*, *G. tapis* и *G. umbrosus*, у которых, однако, надсвязник другого характера.

36. *G. holttumii* Sincl. 1955 : 429. — Typus: Pahang, Holttum 8896 (K, SING).

Известен лишь в Малайзии. Сходство с *G. clemensii* хорошо выражено. Габитуально он довольно похож на *G. montanus*, у которого, однако, надсвязник остроконечный.

37. *G. rotundisepalus* Henders. 1926 : 48. — Typus: Kelantan, Nur and Foxworthy 12157 (K, SING).

Вероятно, эндем Малайзии. Хотя имеет много общего с *G. wightii*, однако этот вид скорее всего произошел от *G. tenuifolius* в результате редукции рыльца.

38. *G. forbesii* Baker, 1926 : 4. — Typus: Sumatra, Forbes 1644A et 1661B (K).

Представлен на Суматре. Относится к кругу родства *G. tenuifolius*.

39. *G. gardneri* Hook. f. et Thoms. 1855 : 107. — Typus : Zeylan, Gardner, Walker (n⁰ 1604) (LE!).

Описан с Цейлона. Тсенг и Ли (Tsiang a. Li, 1964 : 374) приводят этот вид для Китая (Hainan); по их мнению, встречается также во Вьетнаме. Мы, к сожалению, изучили только образцы, собранные на Цейлоне. По общему габитусу *G. gardneri* имеет некоторое сходство с *G. chinensis*, однако по морфологии цветка, в частности по характеру чашелистиков, он значительно вероятнее связан с *G. tenuifolius*.

40. *G. hookeri* Thwaites, 1858 : 6. — Typus: Ceylon, Thwaites 3399 (Isotypus — LE!).

Распространен на Цейлоне. Его родство с *G. gardneri* было указано еще Беддомом (Beddome, 1874 : 14).

41. *G. peduncularis* King et Prain, 1898 : 284. — Typus: Burma, King (K).

Представлен в Бирме. Очень сходен с *G. gardneri* и *G. thwaitesii*.

42. *G. thwaitesii* Hook. f. et Thoms. 1855 : 106 p. p. (excl. pl. e Travancor ad Courtalam). — Typus: «in sylvis Zeylaniae, alt. 2000—3000 ped.» (K).

Возможно, эндем Цейлона. Родствен *G. gardneri*.

Описывая *G. thwaitesii*, Хукер и Томсон (1855 : 106) указали, что этот вид встречается «in sylvis Zeylaniae, alt. 2000—3000 ped.! Travancor ad Courtalam, Wight!», но они не характеризовали строение надсвязника. Последний признак расматриваемого вида был описан только Кингом (1893: 88, tab. 121 A) как «apex of anthers convex». При обработке материала старых сборов, хранящихся в Гербариях БИНа (LE), Ботанического сада Нью-Йорка (NY) и Национального музея Вашингтона (US), мы обнаружили, что под названием *G. thwaitesii* фигурируют образцы, хотя и сходные между собой по вегетативным органам, но принадлежащие к разным видам: образцы, собранные на Цейлоне, «Gardner 19» (NY) и «Thwaites 1040» (LE), имеют тычинки с дисковидным надсвязником; в то же время надсвязник у экземпляра «Wight 29» (LE), собранного в Индии, является остроконечным. Связник такого характера найден и у образца «Wight 12» (LE, NY, US), собранного также в Индии (India Orien., Courtallum). Вследствие этого вышеупомянутые индийские образцы несомненно отличаются от цейлонских. Следовательно, они не могут относиться к одному и тому же виду. Дунн (Dunn, 1914 : 182) был прав, когда описал но-

вый вид *G. rhynchantherus*, принимая номер «Wight 29» за один из типовых образцов.

43. *G. repevensis* Pierre ex Fin. et Gagnep. 1906 : 120, tab. 14. — Typus (lectotypus): Thepong, mt. Knang Krepeuh, Pierre 607 (Isolectotypi — BM, LE, NY!).

Описан из Камбоджи. Близок к *G. thwaitesii*.

44. *G. donnaiënsis* Fin. et Gagnep. 1906 : 121, tab. 12. — Typus: Frontières de l'Annam et du Cambodge, au mt. Chao shan, Pierre 1749 (P).

Распространен в Южном Вьетнаме и Камбодже. Имеет много общего с *C. thwaitesii* и вместе с последним, очевидно, связан с *G. gardneri*.

45. *G. longistylus* Merr. 1919a: 386. — Typus: Luzon, Ramos and Edano 26 639 (NY!).

Встречается на Филиппинах. Сходство с *G. thwaitesii* четко выражено; в частности, у обоих видов имеется общий тип «серповидного» стилодия, однако у *G. longistylus*, в отличие от *G. thwaitesii*, цветки «cauline fascicled» и наружные лепестки явно шире.

46. *G. obtusifolius* Merr. 1906 : 9. — Typus: Mindoro, Merrill 2183 (NY!).

Распространен на Филиппинах. По строению «серповидного» стилодия этот вид имеет явное сходство с *G. longistylus* и, следовательно, с *G. thwaitesii*, но отличается от них своеобразными крупными бумажистыми («papyraceus») лепестками.

47. *G. sawtehii* Fischer, 1927 : 203, fig. text. — Typus: Tenasserim, Maung Saw Teh, per Parkinson 1308 (K).

Описан из Бирмы. Наиболее близок к *G. thwaitesii*.

48. *G. yunnanensis* Wang, 1957 : 209, photo 46 (3). — Typus: Yunnan, Exped. Biol. Sino-ross. 659 (KUN? isotypus — LE!).

Описан из Юго-Западного Китая. Родствен *G. thwaitesii*, а габитуально сходен также с *G. repevensis*.

К этому виду, по всей вероятности, относится также образец «Petelot 5269» (NY), который был собран в Северном Вьетнаме (Laocai, Sapa) и ошибочно определен как *G. saigonensis*. Морфологически этот образец сочетает признаки *G. yunnanensis* и *G. repevensis*, но по ареалу он приближается к первому.

49. *G. subevenius* King, 1892 : 71 (320). — Typus: Perak, King (4559, 8225 et 8260) (CAL, DD, K).

Встречается в Малайзии. Наиболее близок к *G. yunnanensis*, но имеет сходство и с *G. tenuifolius*.

Хотя Крейб (Craib, 1925б : 51) и Синклер (Sinclair, 1955 : 428) приводили *G. subevenius* для флоры Таиланда, с нашей точки зрения, его наличие в этой стране довольно сомнительно. Крейб приводит образец «Kerr 7471», но в то же время отмечает, что «referred doubtfully in absence of the flowers». Изучение экземпляра с неполными цветками «Kerr 7471» (BM) показало нам, что цветоножки у него очень короткие (4—5 мм дл.) и плодолистики (старые — после цветения) опушенные — свойства, не характерные для названного вида. По этим признакам и общему габитусу данный образец имеет некоторое сходство с *G. repevensis*, от которого, однако, он отличается чашелистиками, снабженными хорошо выраженным дугообразным жилкованием.

Subgen. 2. *Goniothalamus*.

T y p u s: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Sect. 3. *Goniothalamus*.

T y p u s: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

Subsect. 5. *Goniothalamotypus* Ban.

T y p u s: *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms.

50. *G. salicinus* Hook. f. et Thoms. 1855 : 106. — Typus: Zeylan, mt. Adams Peak, Walker (K).

Распространен на Цейлоне. Один из переходных по строению надсвязника таксонов, имеющий, вероятно, связь с *G. sesquipedalis* и близкими ему видами.

51. *G. tenasserrimensis* Biswas, 1942 : 309, fig. text. — Typus: Burma, Tenasserim, Biswas 1195 (CAL). — Paratypus: ibid., Biswas 1225 (CAL).

Встречается в Бирме. По всей вероятности, относится к кругу родства *G. salicinus* и *G. reticulatus*.

52. *G. reticulatus* Thwaites, 1858 : 7. — Typus, Ceylon, Thwaites 3397 (Isotypus — LE!).

Описан с Цейлона. Очень близок к *G. salicinus*, от которого отличается главным образом строением чашелистиков, имеющих пальчатое жилкование.

53. *G. wrayi* King, 1892 : 78 (327). — Syntypi: Perak, Wray (157, 437, 987, 1017, 1822 et 2906), Scortechini (36) (LE!), King (1826, 3083, 4202, 7537, 8753, 10512 et 10768).

Встречается в Малайзии и на Суматре. Тесно связан с *G. salicinus* и *G. reticulatus*.

54. *G. tawayensis* Chatt. 1940 : 77, text-fig. 2. — Typus: Burma, Russel 2025 (CAL).

Распространен в Бирме и Нижнем Таиланде. Имеет некоторые черты сходства с *G. wrayi* и *G. calvicarpus*, но наиболее близок к *G. reticulatus*, в меньшей степени к *G. tapis* и *G. andersonii*.

55. *G. montanus* Sincl. 1955 : 443. — Typus: Trengganu, Moysey 33627 (SING).

Встречается в Малайзии и на Борнео. По всей вероятности, родствен *G. tapis* и близким к нему видам, но у него цветоножки очень длинные. По листьям несколько напоминает *G. holttumii*, у которого, однако, надсвязник совершенно иного характера. О наличии *G. montanus* на Борнео указывается здесь на основании образцов «Clemens 33073 et 34406» (NY).

56. *G. tapis* Miq. 1861 : 371. — Typus: Sumatra occid. in prov. Priaman, Diepenhorst (?); prope Lubu-alang, Teysmann (K?).

Распространен на Суматре, Борнео и в Малайзии. Возможно, связан с *G. reticulatus*, с которым он имеет много общего. Мнение Синклера (Sinclair, 1955 : 445) о сходстве этого вида с *G. malayanus* кажется не вполне обоснованным.

Здесь следует отметить, что Меррилл (1929 : 70) под знаком вопроса включил в данный вид два образца «Elmer 20188» и «Elmer 20873». Однако при изучении названных образцов, полученных нами из Ботанического сада Нью-Йорка (NY), мы убедились в том, что по характеру плодиков и даже по листьям они не могут принадлежать к *G. tapis*. Более того, образец «Elmer 20188» тождествен с «Elmer 21537» (NY), который Меррилл в цитированной работе приводил для *G. suluensis*. На наш взгляд, оба образца — «Elmer 20188» и «Elmer 21537» — представляют собой нечто иное, а именно — *G. roseus* (см. ниже в примечании под последним видом).

57. *G. sumatranus* Miq. 1861 : 371. — Typus: Sumatra orient. in prov. Palembang prope Muara-enim, Teysmann (LE!).

Описан с Суматры. Очень сходен с *G. tapis*.

58. *G. umbrosus* Sincl. 1955: 445. — Typus: Penang, Sinclair 39356 (E, K, SING).

Встречается в Малайзии и на Борнео. Примыкает к *G. tapis*, в отличие от которого имеет плодики на более длинной ножке.

59. *G. andersonii* Sincl. 1961 : 98, fig. 1. — Typus: Borneo, Ashton, Smythies and Wood 5901 (SING).

Найден на Борнео. Близок к *G. tapis* и в меньшей степени к *G. tawayensis*.

60. *G. carolinensis* Kanehira, 1931 : 279. — Typus: Palau, Kanehira 531 et 477 (NY!).

Эндем Японии (согласно автору вида). Родственные отношения не очень хорошо выражены. Габитуально напоминает *G. griffithii* и *G. malayanus*, но по морфологии цветка и плода вероятнее всего близок к *G. tapis* и возможно относится к кругу родства последнего.

61. *G. calvicarpus* Craib, 1922б : 227. — Typus: Siam, Kerr 5946 (BM!).

Распространен в Таиланде. Вероятнее всего происходит от *G. reticulatus*. По листьям очень сходен с *G. laoticus*, у которого, однако, надсвязник усеченный. Хотя Крейб (Craib, 1922б : 227) указал на родство с *G. griffithii*, по морфологии цветка *G. calvicarpus* сильно отличается от последнего.

62. *G. rhynchantherus* Dunn, 1914 : 182. — Syntypi: India, Wight 29 (LE!), Barber 3006, Beddome 52 (K).

Описан из Индии. Близок к *G. calvicarpus*. Сходство с *G. thwaitesii*, как указывал еще Дунн (Dunn, 1914 : 182), является лишь габитуальным, поскольку эти два вида отличаются типами надсвязника.

63. *G. ridleyi* King, 1892 : 76(325). — *G. prainianus* King, 1892 : 72 (321). — Typus: Singapore, Ridley 4456, 6227 et 6353 (CAL, SING).

Распространен в Малайзии. Характерны цветки с очень длинными (5—13 см дл.) цветоножками, собранные в пучки на коротких бугорчатых веточках на более крупной ветви. По особенности волосистого стилодия рассматриваемый вид относится к кругу сходства *G. reticulatus*, в то время как по листьям очень напоминает *G. nitidus*.

G. ridleyi var. **fasciculatus** (Boerl.) Ban stat. nov. — *G. fasciculatus* Boerl. 1899 : 136, tab. 59. — Typus, Borneo, coll.: Jaheri in itinere Dr. Nieuwenhuis (K?).

Описан с Борнео. В отличие от типовой разновидности чашелистики здесь мельче, без жилок, лепестки также мельче и заостренные. По листьям и плодам эти разновидности очень сходны между собой. К этому таксону мы относим образцы с Борнео «Purseglove P. 5273» fl. (NY) и «Clemens 28802» fr. (NY). Первый из них был определен Синклером (на этикетке) как *G. ridleyi*, но цветки у него имеют вышеуказанные отличия от малайских образцов (например, «Nur 24636» fl. (NY) из Сингапура), которые принадлежат к *G. ridleyi* в подлинном понимании.

64. *G. copelandii* Merr. 1915 : 262. — Typus: Mindanao, Merrill 8296 (PNH vel K?).

Встречается на Филиппинах и является эндемом данной местности (Merrill, 1923 : 169). Имеет много общего с *G. ridleyi*. По строению рыльца несколько напоминает *G. tenuifolius*, у которого, однако, подсвязник усеченный.

65. *G. curtisii* King, 1892 : 75 (324). — Syntypi: Perak, Scortechini 660 (CAL, SING), King 10548 (CAL, DD); Seragor, Curtis 310 (CAL, SING) et 2316 (SING).

Описан из Малайзии. Стоит близко к *G. ridleyi*.

66. *G. scortechinii* King, 1892 : 77 (326). — Syntypi: Perak, Scortechini (1151), Wray (3685, 3749 et 3801), King (5228) (LE!), (7079, 7448 et 8296) CAL, DD, K, SING).

Широко распространен в Малайзии и Таиланде. Сходен с *G. curtisii*, от которого отличается совершенно голыми листьями.

67. *G. calycinus* Sincl. 1955 : 440. — Typus: Trengganu, Corner 30317 (SING).

Встречается в Малайзии. Примыкает к *G. scortechinii*. В отличие от последнего цветоножка здесь длиннее и боковые жилки на листьях имеют другой характер.

68. *G. nitidus* Merr. 1922б : 181. — Typus: Borneo, Ramos 1668 (NY!).

Описан с Северного Борнео. По типу плодиков очень сходен с *G. giganteus*, от которого отличается морфологией цветка и даже листьями, имеющими более ясно выступающие снизу боковые жилки. С другой стороны, по листьям этот вид очень напоминает *G. ridleyi*, но у последнего завязь голая и плодики другого характера.

69. *G. simonsii* Hook. f. et Thoms. 1855 : 108. — Typus: In montibus Khasia, Simons (K).

Известен из Индии. Имеет много общего с *G. nitidus*.

70. *G. griffithii* Hook. f. et Thoms. 1855 : 110. — Typus: Burma, Mergui, Griffith (in Herb. Wight) (K).

Распространен в Бирме, Таиланде и Юго-Западном Китае. Благодаря

тому, что чашелистики и лепестки имеют дугообразное жилкование, этот вид очень сходен с *G. nitidus* и *G. simonsii*. Однако более вероятно, что он происходит от *G. philippinensis*, будучи связан с ним через переходный вид *G. magnificus*. Здесь мы приводим *G. griffithii* для Юго-Западного Китая на основании образцов, собранных в Юньнане Н. Е. Кабановым (18 XI 1958) и коллекторами китайско-советской совместной экспедиции в Юньнане. Все эти образцы хранятся в гербарии БИНа (LE) и либо неправильно определены как *G. cheliensis* или *Polyalthia* sp., либо не обработаны вообще.

71. *G. tortilipetalus* Hender. 1933 : 88, tab. 15. — Typus : Pahang, Henderson 24543 (Isotypus — NY!).

Встречается в Малайзии. Наиболее близок к *G. griffithii*.

72. *G. wynadensis* Bedd. 1874 : 13, tab. 61. — Typus: Wynaad, in moist woods about Devala and Cheyrambody, elevation 2500—3500 ft. (K).

Описан из Вост. Индии. Имеет много общего с *G. griffithii*, особенно по типу плодов, по строению чашелистиков и лепестков с хорошо выраженным дугообразным жилкованием.

73. *G. cardiopetalus* (Dalz.) Hook. et Thoms. 1855 : 107. — *Polyalthia cardiopetala* Dalz. 1850 : 39. — *Uvaria obovata* Heyne ex Wall. 1832б, cat. 6471, nom. nud. — Typus: India, in Canara (Dalzell) (K).

Известен из Индии. Родственные отношения не совсем ясны. В первоописании Далжелл (Dalzell, l. c.) отмечает, что рассматриваемый таксон «whether *Polyalthia fruticans* DC. (= *Uvaria micrantha*) is distinct, the description of that species is too short to enable me to decide». Затем Кинг (King, 1893 : 87) сближал *G. cardiopetalus* с *G. wynadensis*, однако по особенностям чашелистиков и лепестков данный вид сильно отличается от последнего.

74. *G. stenopetalus* Stapf, 1894 : 129. — Typus: Borneo, Haviland 1217 (K).

Распространен на Борнео. Вследствие того что надсвязник хотя и головчатый, но слегка остроконечный, этот вид может рассматриваться как переходное звено между двумя подродами. По строению лепестков он очень близок к *G. mindorensis* и *G. fulvus*. С другой стороны, как указал Стапф (Stapf, 1894 : 129), *G. stenopetalus* имеет сходство с *G. macrophyllus*.

75. *G. macrophyllus* (Blume) Hook. f. et Thoms. 1855 : 109 in annot. — *Unona macrophylla* Blume 1825 : 17. — *Polyalthia macrophylla* (Blume) Blume, 1830 : 79, tab. 39. — *Goniothalamus macrophyllus* (Blume) Miq. 1859 : 28. — Typus: Java, in montium declivitatibus (Blume) (L).

Широко распространен на Яве, Суматре, Борнео, в Малайзии и Таиланде. Имеет очевидное сходство с *G. stenopetalus*, но листья у него очень крупные.

G. macrophyllus var. **lanceolatus** Ban var. nov. — A varietate typica stylodio glabro, sepalis minoribus, foliis minoribus et angustissimis distat.

Typus: Borneo, Sarawak, Clemens 20357 (Holotypus — NY!). — Paratypi: ibid., Clemens 20022, 20356 et 20691 (NY!); Sumatra, Bartlett 7658 (NY!), Rahmat Si Toroes (distrib. by Bartlett) 3821 (NY!).

G. macrophyllus var. **kerri** Ban var. nov. — A varietate typica stylodio glabro, foliis minoribus et angustissimis differt; a *G. macrophyllo* var. *lanceolato* sepalis majoribus distat.

Typus: Siam, Kerr 16887 (Holotypus — BM!). — Paratypus: ibid., Kerr 15248 (BM!).

76. *G. walkeri* Hook. f. et Thoms. 1855 : 109. — Typus: Zeylan, in Singla Rajah forest, Walker (K).

Встречается на Цейлоне. По всей вероятности, близок к *G. macrophyllus*. Образец «Thwaites 3825» (VEG) хранится в гербарии БИНа (LE). Твейтс (Thwaites, 1858 : 7) приводил этот номер для *G. walkeri*, но, по-видимому, он не принадлежит названному виду. В отличие от типа листья здесь очень мелкие и очень сходные с листьями экземпляра «Thwaites 1037» (US),[1]

[1] Под номером «Thwaites 1037» мы видели 2 образца; упомянутый здесь экземпляр в отличие от другого экземпляра, хранящегося в Арнольд-арборетуме (A), имеет внепазушный цветок, и поэтому, возможно, они относятся к разным таксонам.

который Твейтс в цитированной работе определил как *Unona zeylanica* Hook. f. et Thoms.

77. *G. suluensis* Merr. 1926 : 393, non Merr. 1929 : 70. — Typus: Tawitawi, Ramos and Edano 44350 (NY!).

Описан с Филиппин. Имеет много общего с *G. macrophyllus* и *G. stenopetalus*. Под названием *G. suluensis* Меррилл (1929 : 70), по-видимому, ошибочно цитировал образец «Elmer 21537», собранный на Борнео. Последний экземпляр вместе с образцом «Elmer 20188», приведенным также Мерриллом в указанной работе как *G. tapis*, по всей вероятности, принадлежит к *G. roseus* (см. примечания к названным видам).

78. *G. roseus* Stapf, 1894 : 130. — *G. suluensis* Merr. 1929 : 70 p.p. (quoad pl. e Borneo) non Merr. 1926. — Typus: Borneo, mt. Kinabulu, Haviland 1312 (K).

Распространен на Борнео. Примыкает к *G. stenopetalus*. В этот вид мы включаем и 2 образца «Elmer 20188» (NY), который был приведен Мерриллом для *G. tapis*, и «Elmer 21537» (NY), приведенный Мерриллом для *G. suluensis*. При исследовании названных экземпляров мы убедились в их тождестве между собой и в большом сходстве с образцами, определенными как *G. roseus*, особенно с образцом «Muin Chai 21691» (LE).

79. *G. dolichopetalus* Merr. 1908б : 221. — Typus : Mindanao, Whitford and Hutchinson 9268 et 9261 (PNH vel K?).

Встречается на Филиппинах и является эндемом указанной местности (Merrill, 1923 : 170). Очень близок к *G. roseus*, от которого отличается перепончатыми лепестками и сидящими плодиками.

G. dolichopetalus var **basilensis** Ban var. nov. — A varietate typica petalis minoribus (7—9×1 cm, nec 10—18×1—1.5 cm) et foliis majoribus (5—7.5 cm lt.; nec 3—5 cm lt.) differt.

Typus: Phillippine, Basilan, Tecson 24681 (NY!).

80. *G. bracteosus* Ban. — Typus: Sarawak, Clemens 27378 (NY!).

Описан с Борнео. Близок к *G. roseus*, но хорошо отличается от него листовидными прицветниками и остроконечными плодиками.

Subsect. 6. *Pleiospermi* Ban.[1]

Typus: *G. uvarioides* King.

81. *G. macranthus* (Kurz) Boerl. 1899 : 137. — *Unona macrantha* Kurz, 1867 : 1. — *Pyramidanthe macrantha* Kurz, 1870 : 29. — *Melodorum macranthum* Kurz, 1872 : 291. — *Fissistigma macranthum* (Kurz) Merr. 1919a : 133. — Typus: Burma, Isl. Andamans, Kurz (K?).

Встречается в Бирме (на о. Андамане). Происхождение этого вида, как и других видов рассматриваемой подсекции, не вполне ясно. Скорее всего у них общее происхождение с видами, которые имеют много семезачатков, например с *G. multiovulatus* или близкими к последнему таксонами.

82. *G. uvarioides* King, 1892 : 78 (327). — *G. pendulifolius* Ridley, 1925 : 287. — Syntypi: Perak, King 10126 (CAL) et 10664 (CAL, K).

Распространен в Малайзии и на Борнео. Сходен в большей или меньшей степени со следующими видами.

83. *G. gigantifolius* Merr. 1915 : 263. — Typus: Basilan, Miranda 18958 (PNH vel K?).

Описан с Филиппин и является здесь эндемом (Merrill, 1923 : 170). Близок к *G. uvarioides*.

84. *G. cheliensis* Hu, 1940 : 122. — Typus: Yunnan, Che-Li Hsien, Wang 78573 (KUN).

Встречается в Юго-Западном Китае. Родствен, как указал его автор (Hu, 1940 : 122), *G. uvarioides*.

---

[1] К этой подсекции, вероятно, относится также вид, описанный с Новой Гвинеи — *G. grandiflorus* (Warb.) Boerl. 1899 : 136 (=*Beccariodendron grandiflorum*, Warb.). Однако из-за отсутствия гербарного и типового материала по названному таксону у нас нет в этом пока уверенности. Считаем необходимым уточнить этот вопрос в дальнейших исследованиях.

85. *G. parallelovenius* Ridley, 1912 : 385. — Typus: Sarawak, Beccari 3772 (K).

Описан с Борнео. Примыкает к *G. uvarioides.*

Sect. 4. *Longistigma* Ban.

Typus: *G. catanduanensis* Quisumb.

Sectio *monotypica.*

86. *G. catanduanensis* Quisumb. 1944 : 39(195). — Typus: Catanduanes, Ramos and Edano 75 183 (Isotypus — NY!).

Распространен на Филиппинах. По-видимому, имеет общее происхождение с видами, входящими в подсекцию *Pleiospermi.*

В заключение автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю А. Л. Тахтаджяну за внимание и ценные указания. В ходе работы мне оказали большую помощь И. Т. Васильченко, И. В. Грушвицкий, М. Э. Кирпичников, И. А. Линчевский и Н. Т. Скворцова; выражаю им также искреннюю благодарность.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1973.

УДК 577+577.24]581.823 : 581.824.1 : 582.632.1

Г. Н. Некрасова и О. И. Полубояринов

ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПАРЕНХИМНЫХ КЛЕТОК ДРЕВЕСИНЫ В ПРОЦЕССЕ ЕЕ ОТМИРАНИЯ У БЕРЕЗЫ И ОСИНЫ

G. N. NEKRASOVA AND O. I. POLUBOYARINOV. CHANGES OF SOME VITALITY INDICES OF PARENCHIMA CELLS IN BIRCH AND ASPEN WOOD IN THE PROCESS OF ITS DYING-OUT

Жизнеспособность лучевой паренхимы в древесине деревьев *Betula verrucosa* Ehrh. и *Populus tremula* L., подвергшихся влиянию почвенного арборицида, была исследована с помощью ряда цитологических показателей. Установлены признаки снижения жизнеспособности клеток, аналогичные изменениям, происходящим при естественном старении древесины и ядрообразовании. Наиболее глубокие нарушения под влиянием арборицида отмечены в наружных слоях заболони. В отличие от естественного «насильственному» отмиранию клеток предшествует их ускоренное старение. Отмирающие клетки сохраняют сезонный ритм в изменении осмотического давления. При отмирании древесины не происходит постепенного снижения осмотического давления до нуля.

Разработка методов оценки жизнеспособности растения является одной из наиболее важных проблем современной биологии. В зависимости от изучаемого объекта и целей исследования жизнеспособность определяют по внешним морфологическим признакам, по изменению водного режима и водоудерживающей силе, по интенсивности фотосинтеза и дыхания, по изменению биохимического состава растений, по электропроводности тканей, по цитологическим и другим показателям.

При исследовании жизнеспособности в качестве объекта большинство ботаников предпочитает листья, а также меристематические и эпидермальные ткани высших растений. Соответственно и методы определения жизнеспособности разработаны в основном для этих объектов. Однако при изучении древесных растений несомненный интерес представляет также жизнеспособность и других тканей и органов, включая древесину.

Исследование жизнеспособности древесины связано с трудностями, которые вызываются особенностями ее строения. Одной из таких особенностей является разновозрастность паренхимных клеток, располага-

ющихся по радиусу ствола на разном удалении от его периферии, что обусловливает их различную исходную жизнеспособность и, следовательно, неодинаковую устойчивость к повреждающим воздействиям.

Работ по изучению жизнеспособности клеток древесины немного. В основном они связаны с исследованием естественного старения в процессе ядрообразования (Chattaway, 1952; Frey-Wyssling a. Bosshard, 1959; Nečesaný, 1966; Ziegler, 1968; Полубояринов, 1971; Некрасова, 1973, и др.).

Целью настоящей работы было изучение жизнеспособности древесины деревьев, подвергшихся влиянию почвенного арборицида. Исследования ряда авторов (Biebl u. Rossi-Pilhofer, 1954; Александров и др., 1959; Мандэй, 1964; Сергеева, 1971; Горбань, 1972) показали, что повреждающее воздействие может приводить к специфическому нарушению жизнедеятельности клетки и в то же время различные не сходные по своей природе факторы нередко вызывают у растений неспецифические изменения, аналогичные изменениям при естественном старении. Исследование деревьев, подвергшихся воздействию почвенного арборицида, показало отсутствие последнего в древесине (Васильев и др., 1971; Мотузинский, Санников, 1972). В связи с этим вряд ли можно ожидать специфических результатов его воздействия на клетки древесины. Однако быстрое отмирание обработанных арборицидом деревьев (Полубояринов и др., 1972) дает основание предположить, что обработка этими веществами вызывает в древесной паренхиме сконцентрированные во времени изменения, отличные от процессов, сопровождающих естественную смерть клеток в процессе ядрообразования. Сопоставление процессов естественной и «насильственной» смерти клеток древесной паренхимы и явилось предметом настоящих исследований, проводимых в связи с поисками возможностей регулирования ядрообразовательного процесса у лиственных древесных пород.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были деревья *Populus tremula* L. и *Betula verrucosa* Ehrh. IV—V классов возраста. Жизнеспособность паренхимных клеток определялась через год после внесения почвенного арборицида тордона (калиевая соль 4-амино-3.5,6-трихлорпиколиновой кислоты). Проанализировано по 8 опытных и столько же контрольных деревьев каждой породы.

Образцы древесины в виде цилиндриков брались из стволов возрастным буравом на высоте 1.3 м, помещались в пробирки с дистиллированной водой и анализировались в тот же день. Были исследованы по радиусу ствола сердцевинные лучи заболони наружных, примыкающих к камбию годичных слоев; средних слоев, расположенных в середине заболони; внутренних слоев, примыкающих к ядровой древесине или к сердцевине при отсутствии ядра. В отдельных случаях образцы анализировались по всему радиусу.

Исследования проводили с помощью микроскопа МБИ-3. Для анализа из каждой зоны заболони отделяли кусочки древесины в 3—5 годичных слоев, расщепляли их в продольном направлении и готовили 16—20 радиальных срезов. Микроскопирование проведено летом и осенью.

В качестве основного цитологического показателя при определении жизнеспособности паренхимных клеток древесины мы выбрали плазмолитический. При этом производилось определение осмотического давления клеточного сока по Штруггеру (1953) при помощи пограничного плазмолиза. В качестве плазмолитика использовали серию растворов сахарозы с концентрацией 0.1—1.0 М и разницей между соседними концентрациями в 0.1 М. При подсчете плазмолизированных клеток не принимали во внимание поврежденные и находящиеся у края среза. Погранично-плазмолитический показатель, соответствующий осмотическому давлению клеточного сока, находили непосредственно или же путем интерполяции между

двумя соседними концентрациями, при которых процент плазмолизированных и неплазмолизированных клеток был близок к 50.

Для большей достоверности опыта учитывались дополнительные признаки: 1) способность к прижизненному окрашиванию; 2) вакуолизация протоплазмы; 3) количество живых клеток. В сомнительных случаях плазмолитический метод дополнительно контролировали деплазмолизом.

Для получения четкого прижизненного окрашивания паренхимных клеток нами был испытан ряд буферных растворов нейтрального красного со значениями pH от 2 до 8. Заметное окрашивание содержимого живых клеток происходило при pH, близком к 6. Растворы с pH выше 7 давали слабую окраску и были нестойкими; наблюдались случаи самопроизвольного сокращения вакуолей. В связи с этим для опыта были использованы растворы красителя с pH 6.2—6.8. Четкое окрашивание вакуолей живых клеток без нарушения их состояния происходило у осины за 10, у березы за 15 минут.

До проведения плазмолитической реакции отмечали вакуолизацию клеток. Установлено, что форма и размеры вакуолей растительной клетки варьируют в зависимости от фазы развития и уровня матаболической активности, а также при воздействии неблагоприятных условий (Александров, 1955; Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968; Эсау, 1969). По мере развития и старения клетки вакуоли увеличиваются в размерах и сливаются друг с другом.

Количество живых клеток определяли путем подсчета после предварительной окраски срезов нейтральным красным и плазмолиза, вызванного 1-молярными растворами сахарозы и роданистого калия. Одновременно отмечали время и форму плазмолиза. При этом учитывали, что в процессе старения клетки и снижения ее жизнеспособности увеличивается время плазмолиза, а форма его меняется от выпуклой до вогнутой, судорожной и уголковой (Максимов, Можаева, 1944; Штруггер, 1953; Рубин, 1971).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Контрольные деревья

Populus tremula L. Вакуолизация паренхимных клеток заболони изменяется от периферии к центру ствола. В клетках наружных годичных слоев (с 1-го по 4-й), примыкающих к камбию, имеется масса мелких, рассеянных в цитоплазме вакуолей (рис. 1, *а*, см. вклейку). В средней зоне заболони (с 10-го по 16-й годичный слой) наблюдается их укрупнение (рис. 1, *б*). Во внутренних (с 20-го по 26-й) годичных слоях вакуоли еще более увеличиваются, иногда деформируются и имеют тенденцию к слиянию. В непосредственно примыкающих к ядру клетках содержится по одной крупной, вытянутой в длину вакуоли (рис. 1, *в*).

Количество живых клеток лучей в различных слоях заболони неодинаково. Результаты, полученные при анализе семи контрольных деревьев без разграничения по сезонам года, приведены в табл. 1.

Форма и время плазмолиза изменяются по радиусу ствола. В наружных годичных слоях плазмолиз происходит мгновенно при помещении срезов в плазмолитик и имеет в большинстве случаев выпуклую форму летом и вогнутую осенью (рис. 1, *а*). Паренхимные клетки средней зоны заболони плазмолизируют медленнее; время плазмолиза составляет 2—3 минуты. Форма плазмолиза здесь летом в начале контакта с плазмолитиком вогнутая, затем выпуклая, осенью вогнутая (рис. 1, *б*). Во внутренних годичных слоях время плазмолиза 6—10 минут, форма чаще всего вогнутая. 1—2 годичных слоя, примыкающие к спелой древесине, обладают пониженной жизненностью. Плазмолиз здесь выражен нечетко, форма его ближе к вогнутой, время плазмолиза 10—15 минут и более.

Жизнеспособность клеток, установленная методом плазмолиза, подтверждается, как правило, их прижизненным окрашиванием, но последний метод дает менее четкие результаты. Поэтому данные о количестве

ТАБЛИЦА 1

Количество живых клеток в древесине сердцевинных лучей опытных и контрольных деревьев *Populus tremula* и *Betula verrucosa*

Деревья	Порода	Годичные слои заболони	Количество живых клеток, %		
			минимальное	среднее	максимальное
Контрольные	Осина	Наружные	95	97	99
		Средние	81	84	90
		Внутренние	58	74	88
	Береза	Наружные	90	92	99
		Средние	83	85	86
		Внутренние	68	76	86
Опытные (обработаны арборицидом)	Осина	Наружные	4	57	93
		Средние	27	51	76
		Внутренние	20	45	72
	Береза	Наружные	53	71	76
		Средние	37	64	90
		Внутренние	36	63	78

живых клеток, полученные методом окраски, в работе не приводятся. Однако оба эти метода использовались нами как контролирующие друг друга.

Результаты измерения осмотического давления приведены в табл. 2. Из таблицы видно, что осмотическое давление клеток заболони не является постоянным. Оно изменяется в зависимости от сезона, оказывается различным у отдельных деревьев и несколько изменяется по радиусу ствола у одного и того же дерева.

ТАБЛИЦА 2

Осмотическое давление клеточного сока древесины лучей у контрольных деревьев *Populus tremula* и *Betula verrucosa*

Время анализа	Номер дерева	Осмотическое давление по зонам заболони, в молях раствора сахарозы		
		наружная	средняя	внутренняя
		Осина		
Июнь	1	0.39	0.39	0.30
»	2	0.35	0.35	0.30
»	26	0.26	0.28	0.27
»	4	0.32	0.32	0.30
Сентябрь	28	0.34	0.33	0.30
Октябрь	30	0.38	0.40	0.41
»	46	0.41	0.40	0.37
»	47	0.47	—	—
		Береза		
Июль	11	0.34	0.32	0.30
»	22	0.28	0.36	0.34
»	24	0.34	0.36	0.37
Сентябрь	38	0.32	0.36	0.32
Октябрь	39	0.37	0.37	0.36
»	42	0.40	0.42	0.43
»	43	0.42	0.43	0.40

Осмотическое давление клеточного сока у опытных деревьев приведено в табл. 3.

Из таблицы видно, что при отмирании клеток не происходит постепенного уменьшения осмотического давления до нуля. Очевидно, смерть клетки происходит при относительно высоком осмотическом давлении.

Betula verrucosa Ehrh. По вакуолизации паренхимные клетки опытных деревьев заметно отличаются от контрольных. В наиболее пораженных прикамбиальных слоях отмершие клетки сходны с плазмолизированными. Резко снижено количество вакуолей. Ближе к центру ствола расположены клетки с ненормально увеличенными, нередко деформированными вакуолями, напоминающими более старые, внутренние слои заболони.

Количество живых клеток по сравнению с контролем снижено во всех зонах заболони, хотя внутренние слои кажутся нормальными.

Форма и время плазмолиза свидетельствуют о снижении жизненности лучевых клеток в наружных и средних слоях заболони. Плазмолиз замедлен (до 30 мин. и более) и выражен нечетко. Чаще всего он имеет форму, близкую к вогнутой или уголковую. Изменения во внутренних годичных слоях выражены нечетко.

Окрашивание нейтральным красным подтверждает результаты плазмолитического определения жизненности клеток.

Осмотическое давление у обработанных тордоном деревьев несколько понижено, хотя, как и у осины, не падает постепенно до нуля при отмирании клеток (табл. 3).

Во всех зонах заболони у опытных деревьев сохраняется такой же, как и у контрольных, сезонный ритм изменения осмотического давления.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что под влиянием почвенного арборицида у осины и березы нарушается нормальное физиологическое состояние паренхимных клеток древесины.

У здоровых деревьев осины и березы жизнеспособность клеток сердцевинных лучей характеризуется следующими цитологическими показателями. От периферии к центру ствола и, следовательно, с увеличением возраста паренхимных клеток постепенно увеличивается их вакуолизация, снижается относительное количество живых клеток, увеличивается время плазмолиза и изменяется его форма. Осмотическое давление клеточного сока осенью выше, чем летом, и имеет тенденцию к снижению в направлении к центру ствола.

Описанные изменения свидетельствуют о естественном старении клеток и описаны в литературе как следствие этого процесса (Фрей-Висслинг и Мюлеталер, 1968; Эсау, 1969).

При арборицидной обработке наиболее сильному воздействию подвергаются наружные, примыкающие к камбию годичные слои. Здесь встречаются клетки, имеющие вид плазмолизированных, но не поддающиеся деплазмолизу и прижизненной окраске. У основной массы клеток (отмерших и живых) резко снижается количество вакуолей. Кроме того, в древесине этих слоев снижено содержание смолистых (извлекаемых спирто-бензолом) веществ, а гистохимическая реакция на жиры выражена очень слабо (Полубояринов и др., 1972б). Основной причиной этого, очевидно, можно считать расходование запасных питательных веществ еще сохраняющими свою жизнеспособность паренхимными клетками на фоне все уменьшающегося притока ассимилятов из отмирающих крон. Клетки прикамбиальных слоев заболони в большинстве случаев отмирают быстро, не успев пройти фазу старения. В следующих за ними годичных слоях четко выражены признаки ускоренного старения клеток (ненормально сильная вакуолизация, значительное увеличение времени наступления и изменение формы плазмолиза, потеря способности вакуолей к окрашиванию нейтральным красным и, наконец, подавление плазмо-

лиза). В зависимости от степени поражения дерева ускоренное старение сердцевинных лучей распространяется на большую или меньшую глубину по радиусу. Вследствие этого нарушается последовательность в снижении жизнеспособности клеток по мере удаления от камбия.

Полученным нами данным о количестве живых клеток нельзя придавать абсолютного значения, так как сказывается не только индивидуальное состояние дерева, но и техника приготовления и обработки препаратов. Однако результаты исследования позволяют заключить о снижении при обработке арборицидом относительного количества живых клеток лучей во всех зонах заболони. Наиболее интенсивно это происходит в ее наружных слоях.

Несмотря на отмирание живых ветвей у опытных деревьев, клетки сердцевинных лучей древесины ствола сохраняют сезонный ритм изменения осмотического давления. Как у осины, так и у березы при отмирании клеток не происходит постепенного снижения осмотического давления до нуля. Очевидно, смерть клетки происходит при относительно высоком осмотическом давлении. К подобному выводу пришла и Козинка (1963) после определения осмотического давления клеточного сока у опадающих осенью листьев древесных пород.

Известный интерес представляет сопоставление цитологических изменений, происходящих в древесной паренхиме деревьев, отмирающих под влиянием арборицидов, наносимых на базальную часть ствола (Полубояринов, 1971), и арборицидов почвенного действия. И в том, и в другом случае можно говорить об ускоренном ядрообразовании, с тем, однако, различием, что под влиянием почвенных арборицидов в древесине не образуется тилл и значительного количества ядровых веществ.

Ускоренное старение растений по исследованиям П. К. Барьетас и Л. В. Филушкиной (1971) происходит также под влиянием дефолиантов.

Изменение устойчивости клеток с возрастом к различным повреждающим агентам неоднократно отмечалось в литературе (Biebl u. Rossi-Pilhofer, 1954; Александров и др., 1959; Гупало, 1969; Казарян, 1969; Горбань, 1972). На основе наших исследований наиболее старые, внутренние слои заболони можно считать наиболее устойчивыми к влиянию почвенного арборицида. Однако только этим вряд ли можно объяснить меньшее ослабление жизнеспособности старых клеток по сравнению с молодыми у опытных деревьев. По-видимому, большее значение здесь имеет местоположение клеток по радиусу ствола. Наружные, молодые слои заболони первыми в сложном комплексе живых клеток древесины воспринимают влияние отмирающих тканей луба и камбия.

На основании проведенных исследований можно заключить, что под влиянием почвенного арборицида в клетках древесины проявляются такие же неспецифические признаки снижения жизнеспособности клеток, как и при естественном старении или действии других повреждающих воздействий. В отличие от естественного отмирания паренхимных клеток древесины, свойственного ядрообразовательному процессу, «насильственному» отмиранию под влиянием арборицида предшествует ускоренное старение клеток сердцевинных лучей.

Использованный нами плазмолитический метод является, пожалуй, одним из наиболее прямых способов определения жизнеспособности клеток древесины. Поэтому, несмотря на значительную трудоемкость, его можно рекомендовать наряду с другими способами оценки жизнеспособности древесной ткани.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1955). Цитологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. БИН АН СССР, IV, 10. — Александров В. Я., М. И. Лютова, Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитология, 1, 6. — Барьетас П. К., Л. В. Филушкина. (1971).

Азотный обмен в плодовых органах под влиянием дефолиантов. Физиол. раст., 18, 6. — Васильев А. Е. (1964). Явление старения смоляных ходов и его значение для подсочки. Лесн. ж., 6. — Васильев В. П., А. С. Дегтярева, Е. С. Косматый, В. Г. Гаврилова. (1971). Об остатках ДДТ в тканях различных частей дерева и плодах яблони. Химия в сельск. хоз., 5. — Горбань И. С. (1972). Возрастные изменения устойчивости растительных клеток к различным повреждающим агентам. Бот. ж., 57, 10. — Гупало П. И. (1969). Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. — Казарян В. О. (1969). Старение высших растений. — Козинка В. (1963). Кривая осмотического давления клеточного сока опадающих листьев древесных пород. Физиол. раст., 10, 1. — Максимов Н. А., Л. В. Можаева. (1944). Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток. ДАН СССР, XVII, 6. — Мандэй К. (1964). Механизмы биологической конкуренции. — Мотузинский Н. Ф., Г. П. Санников. (1972). Остатки фенурона в разных средах. Химия в сельск. хоз., 9. — Некрасова Г. Н. (1973). Поглощение кислорода древесиной осины в связи с ядрообразованием. Доклады высш. школы, биол. науки, 1. — Полубояринов О. И. (1971). Ядрообразование у лиственных пород и возможность его регулирования. Тезисы докл. Всес. конф. по совр. пробл. древесиноведения. Минск. — Полубояринов О. И., Г. Н. Некрасова, Г. П. Санников. (1972). Качественная характеристика арборицидной древесины в связи с возможным ее использованием. Лесн. ж., 3. — Полубояринов О. И., Г. Н. Некрасова, А. А. Квятковская, М. А. Буренин. (1972). Арборицидная обработка насаждений для борьбы со смоляными затруднениями в целлюлозно-бумажной промышленности. Тр. ЛТА, 149. — Рубин Б. А. (1971). Курс физиологии растений. — Сергеева К. А. (1971). Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. — Фрей-Висслинг А., К. Мюлеталер. (1968). Ультраструктура растительной клетки. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Biebl R. u. W. Rossi-Pilhofer. (1954). Die Änderung der chemischen Resistenz pflanzlichen Plasmen mit der Entwicklungszustand. Protoplasma, 44, 2. — Bosshard H. H. (1967). Über die fakultative Farbkernbildung. Holz als Roh- und Werkstoff, 25, 11. — Breckle S. W. u. U. Kull. (1971). Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. Flora, 160, 1. — Chattaway M. M. (1952). The sapwood — heartwood transition. Austr. Forestry, 16. — Dietrichs H. H. (1964). Das Verhalten von Kohlenhydraten bei der Holzverkernung. Holzforschung, 18, 1. — Frey-Wyssling A. a. H. H. Bosshard. (1959). Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. Holzforschung, 13, 5. — Nečesaný V. (1966). Die Vitalitätsveränderung der Parenchymzellen als physiologische Grundlage der Kernholzbildung. Holzforsch. u. Holzverwert., 18, 4. — Ziegler H. (1968). Biologische Aspekte der Kernholzbildung. Holz als Roh- und Werkstoff, 26, 2.

Ленинградская лесотехническая академия.

Получено 23 III 1973.

УДК 581.8 : 581.821.2 : 582.475 (47+57)

В. М. Еремин и П. Б. Раскатов

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПИХТ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

V. M. EREMIN AND P. B. RASKATOV. THE BARK ANATOMICAL STRUCTURE IN *ABIES* SPECIES OF THE SOVIET UNION

Изучалась анатомическая структура коры 8 видов пихт, дико растущих в СССР. Исследованию подвергались образцы коры, взятые с разных высот модельных деревьев, что позволило проследить за возрастными изменениями тканей коры на протяжении длительного времени. Отмечается значительное сходство в строении коры всех видов. Однако все исследованные виды имеют ряд специфических черт, что позволяет четко различать их по признакам анатомической структуры коры.

На территории СССР встречается 9 видов рода *Abies* (Соколов и Связева, 1965). Нами в 1964—1972 гг. были собраны образцы коры следующих видов: *Abies sibirica* Ledeb. (пихта сибирская, в Кировской обл.), *A. nephrolepis* Maxim. (пихта белокорая, в Хабаровском крае), *A. sachalinensis* Mast. (пихта сахалинская) и *A. mayriana* Miyabe et Kudo (пихта Майра, обе

на о. Сахалин), *A. holophylla* Maxim. (пихта цельнолистная, в Приморском крае), *A. alba* Mill. (пихта белая, во Львовской обл.), *A. nordmanniana* (Stev.) Spach (пихта кавказская, в Грузинской ССР) и *A. semenovii* B. Fedtsch. (пихта Семенова, в Киргизской ССР).

Структура коры рода *Abies* описана в некоторых сводках (Moeller, 1882; Holdheide, 1951). Отдельным видам посвящен ряд работ, опубликованных за последний период (Адамович, 1942, 1960; Никитин, 1961; Раскатов, 1964, 1968, 1972; Golinowski, 1968, 1971; Лотова, 1971; Еремин, 1972а, б).

Образцы коры для исследования брались после окончания вегетационного периода в естественных лесных насаждениях с 80—100-летних деревьев (только пихты Майра и Семенова были моложе — 55 лет). С дерева каждого вида брались одно- и двулетние побеги и по 4—6 образцов коры, равномерно размещенных по длине ствола. Изготовление микропрепаратов и анатомический анализ проводились по обычной методике.

В сложении коры пихт участвуют эпидермис (на молодых побегах), перидерма, паренхима первичной коры и флоэма. Свойственный многим древесным растениям ритидом у пихт развивается очень поздно и только в нижней части ствола старых экземпляров, что дает основание относить пихты к числу так называемых гладкокорых пород. Единственное исключение — пихта цельнолистная, у которой грубая трещиноватая корка покрывает ствол, начиная с его середины.

Эпидермис на побегах изученных видов состоит из одного ряда несколько сплюснутых клеток, наружная стенка которых утолщена и покрыта более или менее мощным слоем кутикулы. Сохраняется эпидермис несколько лет.

Перидерма, по крайней мере у части видов, отличается некоторым своеобразием. У большинства видов на однолетних побегах пробка состоит из 4—5 слоев клеток, и только у пихты цельнолистной их больше — 6—8 слоев, причем толщина пробки достигает почти 400 мкм, тогда как у пихт белокорой, белой, Майра и сибирской она значительно тоньше — всего около 100 мкм. Мощную пробку развивает также пихта кавказская (свыше 300 мкм). Клетки пробки имеют тонкие извилистые стенки, их тангентальные размеры обычно больше радиальных. На продольных срезах клетки пробки имеют правильные прямоугольные очертания с большой осью, вытянутой вдоль ствола. Феллодерма почти во всех случаях состоит из двух слоев клеток.

С возрастом количество слоев пробки увеличивается; однако значительного накопления пробки не происходит, так как ее наружные слои слущиваются. Между слоями пробки, отложенными в смежные годы, обычно различима довольно отчетливая граница, образованная сильно сплюснутыми клетками, часть которых имеет утолщенную наружную стенку, а часть содержит кристаллы оксалата кальция (пихта цельнолистная и кавказская). У отдельных видов с возрастом происходит сильное уплотнение пробки (пихта Майра). Толщина перидермы на стволе колеблется от 150 мкм (пихты белая и белокорая) до 500 мкм (пихта цельнолистная). Некоторые виды пихт имеют перидерму своеобразного строения. Так, в пробке пихты сахалинской встречаются слизевые идиобласты, а у пихты цельнолистной наблюдается чередование слоев тонкостенной губчатой и толстостенной каменистой пробки. Последующие слои перидермы закладываются нередко не сплошь, а в отдельных участках, в результате чего формируются пятна или фрагменты корки. Это явление хорошо выражено, например, у пихты цельнолистной. Как правило, они закладываются под углом к поверхности ствола; число закладывающихся слоев перидермы, густота их расположения и толщина у разных видов различны. Особенно велика толщина перидерм у пихты Семенова и сахалинской.

Первичная кора очень сильно развита в однолетних побегах (например, у пихты сахалинской и белокорой на ее долю приходится до 9/10 радиуса всей коры), но благодаря позднему заложению новых слоев перидермы

она хорошо сохраняется и на стволе, хотя не только относительная, но и абсолютная толщина ее постепенно уменьшается.

Основная паренхима первичной коры сложена клетками различной формы и неодинаковых размеров даже в пределах одного среза. Как правило, эта ткань благодаря большому количеству межклетников имеет рыхлое строение.

У всех видов пихты в первичной коре имеются вертикально ориентированные смоляные ходы. У одних видов они по своим размерам (имеется в виду поперечник хода) и расположению отчетливо делятся на основные (более крупные, располагающиеся ближе к флоэме) и дополнительные, более мелкие, занимающие периферическое положение; у других видов различия между упомянутыми типами ходов незначительны (рис. 1). Пихты Майра, сахалинская и кавказская в однолетних побегах имеют наибольшее количество смоляных ходов обоих типов на поперечном срезе (в сумме более 100), однако этот показатель низок у пихт сибирской и белой (около 50). У большинства видов основных ходов столько же или почти столько, сколько дополнительных, но у некоторых больше дополнительных (пихты кавказская и Майра), и только у белой пихты преобладают основные. По размерам основных ходов можно выделить две группы пихт: 1) с крупными ходами — пихты сахалинская, сибирская, Семенова, белокорая и Майра и 2) с мелкими ходами — пихты кавказская, белая, цельнолистная. В однолетнем побеге очертания поперечников основных ходов большей частью эллиптические с наибольшей осью, ориентированной по радиусу побега, но у пихт кавказской и Семенова они округлые, у пихт белой и цельнолистной — тоже эллиптические, но вытянутые по окружности побега.

Определение суммарной площади каналов всех ходов показало, что виды пихт по этому показателю различаются весьма сильно. Наиболее значительна степень развития смоляных ходов в первичной коре побегов у пихты сахалинской и пихты Майра (соответственно 5.3 и 2.9 мм^2); напротив, рассматриваемый показатель низок у пихты цельнолистной, белой и кавказской (около 0.5 мм^2).

Наконец, можно отметить некоторые особенности размещения смоляных ходов. Так, у большинства пихт дополнительные ходы располагаются только снаружи от кольца основных ходов, но у пихт Майра и кавказской часть дополнительных ходов находится между кольцом основных ходов и флоэмой. Кроме того, для пихт белокорой, Семенова и цельнолистной характерно попарное размещение дополнительных смоляных ходов, а для пихты сахалинской — групповое.

Внутреннее строение смоляных ходов разных видов пихт довольно сходно. Количество эпителиальных клеток в среднем определяется размерами ходов. У всех пихт вокруг смоляного хода имеется по 2 слоя сопровождающей паренхимы, только у пихты Майра внешний слой может быть не сплошным или даже отсутствовать полностью. Клетки сопровождающей паренхимы вытянуты по окружности смоляного хода и в среднем на 30—50% крупнее смежных клеток эпителия.

В процессе последующего развития коры смоляные ходы подвергаются существенным изменениям. Если в однолетнем побеге каждый основной смоляной ход проходит почти по всей длине побега, то в дальнейшем в ходах наблюдается образование перемычек из паренхимной ткани и они из длинных цилиндров превращаются в сравнительно короткие вместилища живицы — желваки, несколько растянутые по окружности ствола. Желваки обычно имеют длину от 1 до 3 см и своими крупными размерами существенно отличаются от более многочисленных, но мелких смоляных линз. У одних видов в коре встречаются оба вида смоловместилищ (пихты сибирская, сахалинская, белокорая), у других, например у пихты цельнолистной, ни желваков, ни линз в коре нет. Слабо выражены желваки и отсутствуют смоляные линзы у пихты кавказской. По мере роста ствола в толщину количество смоляных ходов и их производных на единицу

площади коры уменьшается. В составе корки смоловместилища становятся или пустыми или оказываются заполненными затвердевшей живицей.

Постоянным элементом первичной коры всех исследованных видов пихт являются слизевые клетки, или идиобласты. Идиобласты представляют собой тонкостенные шаровидные или удлиненные («мешковидные») клетки, заполненные слизистым содержимым. Обычно идиобласты в однолетнем побеге концентрируются в периферической части первичной коры между перидермой и смоляными ходами, где число их достигает

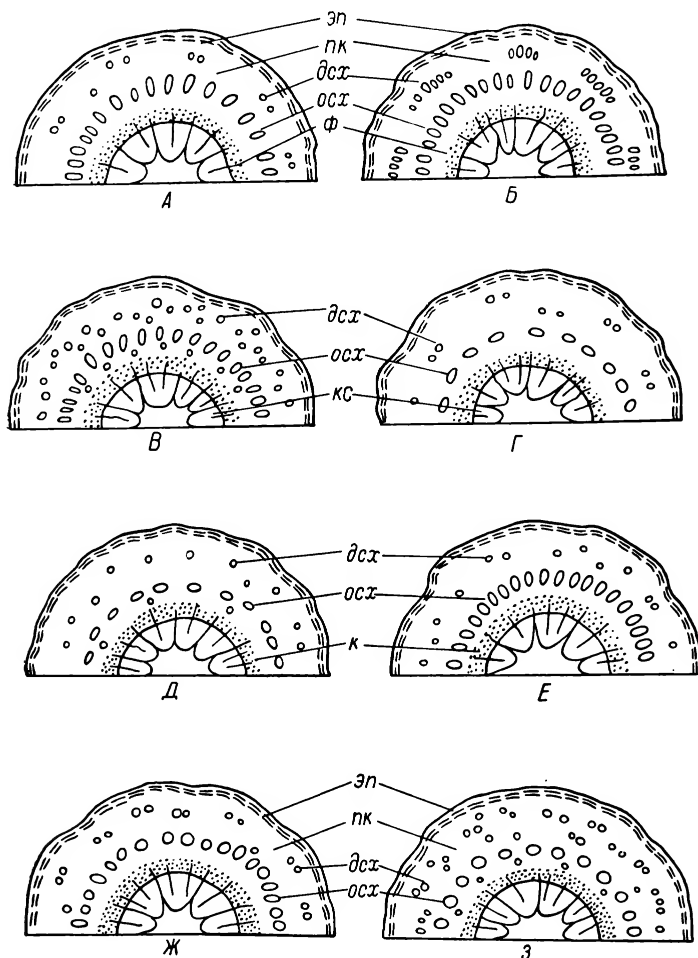


Рис. 1. Схема расположения смоляных ходов на поперечных срезах однолетних побегов видов *Abies*, ×10.

А — *A. nephrolepis*; *Б* — *A. sachalinensis*; *В* — *A. mayriana*; *Г* — *A. holophylla*; *Д* — *A. alba*; *Е* — *A. sibirica*; *Ж* — *A. semenovii*; *З* — *A. nordmanniana*. *эп* — эпидермис и перидерма; *пк* — первичная кора; *дсх* — дополнительные смоляные ходы; *осх* — основные смоляные ходы; *ф* — флоэма; *к* — камбий; *кс* — ксилема.

25—30 на мм², лишь немногие идиобласты проникают глубже, и в частности, у пихт сибирской и Семенова крупные идиобласты встречаются во всей толщине первичной коры. Размеры идиобластов даже на одном и том же срезе различны (например, округлые идиобласты у пихты Майра могут иметь диаметр от 60 до 150 мкм), но некоторые виды отличаются более крупными идиобластами, например пихта белокорая (до 260 мкм). Соответственно различны и продольные размеры (идиобласты вытянуты по оси побега): у пихт кавказской и Майра — до 300 мкм, у пихт сибирской и сахалинской —до 600 и 800 мкм; кроме того, у пихт Семенова, сибирской, белокорой и сахалинской имеются лентовидные идиобласты, достигающие 3 мм длины.

Не менее характерным элементом первичной коры пихт являются склереиды, которые, однако, в отличие от смоляных ходов и идиобластов, имеющихся в первичной коре уже у однолетних побегов, появляются обычно на более поздних этапах онтогенеза. Лишь единичные склереиды встречаются в коре однолетнего возраста, большей же частью они впервые обнаруживаются в двулетних побегах, и с этого момента количество их длительное время увеличивается. Склерозису, т. е. утолщению и одревеснению оболочек и превращению в мертвые склереиды, подвержены обычные клетки паренхимы, расположенные в периферической части коры. Со временем этот процесс распространяется на всю толщу первичной коры. Склереидные группы обычно несколько вытянуты в тангентальном направлении и по оси стебля. Сами паренхимные клетки, превращаясь в склереиды, увеличиваются в размерах и могут значительно изменяться по форме. В стволовой части высокой степенью склерификации первичной коры обладают пихты белая, белокорая, Майра, Семенова и цельнолистная (склереидными группами в среднем занято 35—40% площади первичной коры), очень слаба склерификация у пихты сибирской и сахалинской.

Физиологически важнейшей тканью коры является флоэма. У пихт она сложена ситовидными клетками, флоэмной паренхимой и флоэмными лучами. Хотя все эти элементы флоэмы имеются уже в коре однолетнего побега, однако ткань в целом и составляющие ее клетки более типично выражены во флоэме ствола. Так, ситовидные клетки пихты белокорой в побеге в 4 раза короче, чем в стволе, их поперечники соответственно меньше вдвое. Особенностью флоэмы однолетнего побега является сложение ее из элементов не только камбиального, но и прокамбиального происхождения. Последних очень немного, и в образцах, взятых в конце вегетационного периода, они, по крайней мере самые периферические, уже плохо различимы, так как в результате роста побега в толщину к этому времени происходит их радиальное смещение и облитерация. Толщина флоэмы в однолетнем побеге незначительна и составляет в среднем немногим более 0.1 мм, мало различаясь у разных видов (отметим, что толщина древесины в тех же побегах в среднем в 5 раз больше, чем флоэмы).

Для характеристики флоэмы может служить целый комплекс показателей структуры, в частности размеры и форма ситовидных клеток, радиальных лучей и аксиальной паренхимы, наличие слизевых идиобластов, степень склерификации флоэмы и т. д.

Возрастные изменения, происходящие во флоэме пихты значительно быстрее, чем в древесине, приводят к разделению ее на 2 зоны — проводящую, в которую входит флоэма, образовавшаяся в течение последнего вегетационного периода, и непроводящую, состоящую из слоев, образованных в предыдущие годы. Рассмотрим сначала структуру проводящей флоэмы.

В проводящей зоне флоэмы различимы лишь 3 структурных элемента: ситовидные клетки, радиальные лучи и флоэмная (аксиальная) паренхима. Общая толщина проводящей флоэмы ствола у разных видов неодинакова — она значительна (до 350 мкм) у пихты сахалинской и мала (120—160 мкм) у пихт цельнолистной и кавказской.

Длина ситовидных клеток у разных видов также неодинакова; например, у пихты белокорой она в 1.5 раза больше, чем у пихты сахалинской.[1] Различны их поперечники, причем как по размерам, так и по форме: самые крупные поперечники ситовидных клеток имеет пихта цельнолистная и самые мелкие — пихта кавказская. Чаще поперечное сечение ситовидных клеток почти квадратное (пихты Майра, Семенова, цельнолистная и др.), реже — с значительным превышением тангентального поперечника над радиальным (пихты кавказская, сибирская). Ситечки

---

[1] Данные о длине ситовидных клеток у пихты белой, кавказской и сибирской в нашем материале отсутствуют.

многочисленные, располагаются преимущественно на косых стенках ситовидных клеток, имеют эллипсовидную форму и ориентированы поперек клеток.

Флоэмные лучи в пределах проводящей флоэмы прямолинейные, однорядные, по слойности различные, преимущественно из 6—10 и более слоев, гетерогенные. Наиболее высоки лучи у пихты сахалинской (300 мкм), у остальных видов — 200—250 мкм. Густота лучей различна, в среднем 35—40 (лучей) на 1 мм^2, она выше у пихты белокорой и ниже у пихты Майра. Тяжи аксиальной паренхимы располагаются тангентальными полосами, прерывистыми, реже непрерывными (пихты белая и цельнолистная). В пределах годичного слоя флоэмы у большинства видов откладываются 2 ряда паренхимы, у пихты Семенова — 1 слой. Тяж паренхимы состоит из 8—20 клеток. В проводящей зоне флоэмы поперечники клеток паренхимы мало отличаются по размерам от смежных ситовидных клеток. В отдельных клетках тяжей наблюдаются кристаллические отложения. В целом в проводящей зоне флоэма разных видов построена довольно сходно, значительно сильнее у разных видов выражены различия в строении непроводящей флоэмы.

Одной из наиболее легко наблюдаемых особенностей непроводящей флоэмы является ее склерификация. Склерификации подвергается часть клеток аксиальной паренхимы, бо́льшая у одних видов и незначительная у других. Начинаясь в периферической части флоэмы, склерификация распространяется в центростремительном направлении. Продольная ориентировка тяжей паренхимы предопределяет очертания склереидных групп клеток (отметим, что в первичной коре эти группы более или менее изодиаметричны); однако вследствие деления клеток, предшествующим их превращению в склереиды, упомянутые группы становятся значительно толще исходных паренхимных тяжей. Наиболее сильно склерифицируется флоэма пихт белой, белокорой, Семенова и Майра, в меньшей степени — у пихт кавказской, сахалинской и цельнолистной и совсем незначительна склерификация флоэмы у пихты сибирской. У видов первой группы на долю склереид приходится до 40—50% поперечного сечения флоэмы.

Непроводящая зона флоэмы характеризуется облитерацией ситовидных клеток и деформацией радиальных лучей. У всех видов пихты ситовидные клетки заметно облитерируются уже на второй год после своего образования, только у пихты сибирской этот процесс протекает замедленно, и группы ситовидных клеток без заметных признаков облитерации можно обнаружить не только в прикамбиальной зоне флоэмы, но и в слоях, образовавшихся ранее.

Радиальные лучи в непроводящей зоне подвержены деформации: у одних видов она вызвана радиальным сжатием ткани и поэтому наблюдается уже в самых внутренних слоях зоны (лучи имеют мелкую извилистость, например у пихт Майра и кавказской), у других искривление лучей вызывается преимущественно разрастанием групп склереид или идиобластов.

Клетки аксиальной паренхимы в непроводящей зоне флоэмы заметно увеличиваются в размерах, их поперечники приобретают характерные округлые очертания; позднее некоторая часть этих клеток превращается в склереиды, основная же масса клеток паренхимы сохраняет запасающую функцию. В непроводящей флоэме обычны отложения кристаллов оксалата кальция. Кристаллы щавелевокислого кальция откладываются в клетках аксиальной паренхимы и реже в паренхиме радиальных лучей (в их краевых клетках). Форма кристаллов призматическая или кубическая. Особенно велико содержание кристаллов во флоэме пихты сибирской и кавказской, совсем отсутствуют кристаллы во флоэме пихты сахалинской.

Одним из возрастных изменений клеток паренхимы является превращение их в слизевые идиобласты. От исходной клетки идиобласт отличается крупными размерами, округлыми очертаниями (как на поперечных,

так и на продольных срезах) и заполнением полости слизистым содержимым. Подобно процессу склерификации, образование идиобластов во флоэме идет в центростремительном направлении, и там, где имеют место оба процесса, второй наблюдается раньше (поэтому идиобласты встречаются в более глубоких слоях флоэмы, чем склереиды). Особенно сильно насыщена идиобластами флоэма пихт сибирской и белокорой, совсем не встречаются идиобласты во флоэме пихт Майра и цельнолистной, у остальных видов идиобласты флоэмы развиты незначительно.

Небезынтересно отметить, что иногда насыщенность флоэмы идиобластами и склереидами находится в обратной зависимости: так, у пихты сибирской мы отмечаем слабую склерификацию флоэмы и высокое содержание идиобластов. Флоэма пихты Майра, напротив, склерифицирована в высокой степени, а идиобластов не содержит совсем. Только во флоэме пихты белокорой отмечается большое количество производных паренхимы и того, и другого типов.

В итоге сопоставления структуры коры 8 видов пихты мы можем утверждать, что, несмотря на значительное общее сходство структуры, вполне естественное для представителей одного рода, виды пихт по строению коры вполне различимы.

Ниже приводится краткий перечень наиболее характерных признаков коры всех изученных видов пихты. Основная часть этих признаков нашла отражение на схематизированных изображениях коры ствола, приведенных на рис. 2.

A. sibirica (рис. 1, *Е*, рис. 2, *Ж*) характеризуется тонким слоем перидермы, большим количеством смоляных желваков и линз. Основные смоляные ходы в однолетних побегах крупные, поперечники их радиально вытянуты. Флоэма содержит очень много крупных слизевых идиобластов и кристаллических отложений. Степень склерозиса флоэмы незначительная.

A. nephrolepis (рис. 1, *А*, рис. 2, *А*) имеет желваки и линзы. Основные смоляные ходы в однолетних побегах на поперечных срезах вытянуты радиально, дополнительные располагаются попарно. Флоэма содержит значительное количество идиобластов и кристаллических отложений. Степень склерозиса очень высокая.

A. sachalinensis (рис. 1, *Б*, рис. 2, *Б*) в первичной коре имеет смоляные желваки и линзы. Вертикальные смоляные ходы многочисленные и крупные, дополнительные собраны в группы по 5—7. Повторные перидермы мощные, в их пробке встречаются слизевые идиобласты. Степень склерозиса первичной коры слабая, флоэмы — средняя. Идиобласты во флоэме немногочисленные, кристаллические отложения только в молодых побегах.

A. mayriana (рис. 1, *В*, рис. 2, *В*) отличается длительным отсутствием корки и первичной корой, подвергающейся очень сильной склерификации. Часть дополнительных смоляных ходов проходит между кругом основных ходов и флоэмой. Флоэма склерифицирована сильно, слизевые клетки в ней отсутствуют.

A. holophylla (рис. 1, *Г*, рис. 2, *Г*) характеризуется тангентально вытянутыми основными смоляными ходами в годичных побегах, отсутствием смоляных желваков и линз, интенсивным слущиванием перидермы уже в верхней части ствола и образованием корки, начиная с его середины. В перидерме имеются прослойки каменистой пробки. Степень склерозиса первичной коры и флоэмы умеренная, слизевые идиобласты во флоэме отсутствуют.

A. alba (рис. 1, *Д*, рис. 2, *Е*) имеет в первичной коре сравнительно небольшое количество смоляных ходов, желваков и линз; основные смоляные ходы в побегах мелкие, вытянуты в тангентальном направлении. Корка образуется поздно и только в нижней части ствола. Во флоэме полосы паренхимы непрерывные, слизевых идиобластов нет, степень склерозиса высокая, кристаллические отложения немногочисленные.

A. nordmanniana (рис. 1, *3*, рис. 2, *Д*) в годичных побегах имеет мелкие, округлые в поперечнике смоляные ходы. Перидерма отличается заметной слоистостью и наличием кристаллических отложений в части клеток пробки. Первичная кора с обильными слизевыми идиобластами; во фло-

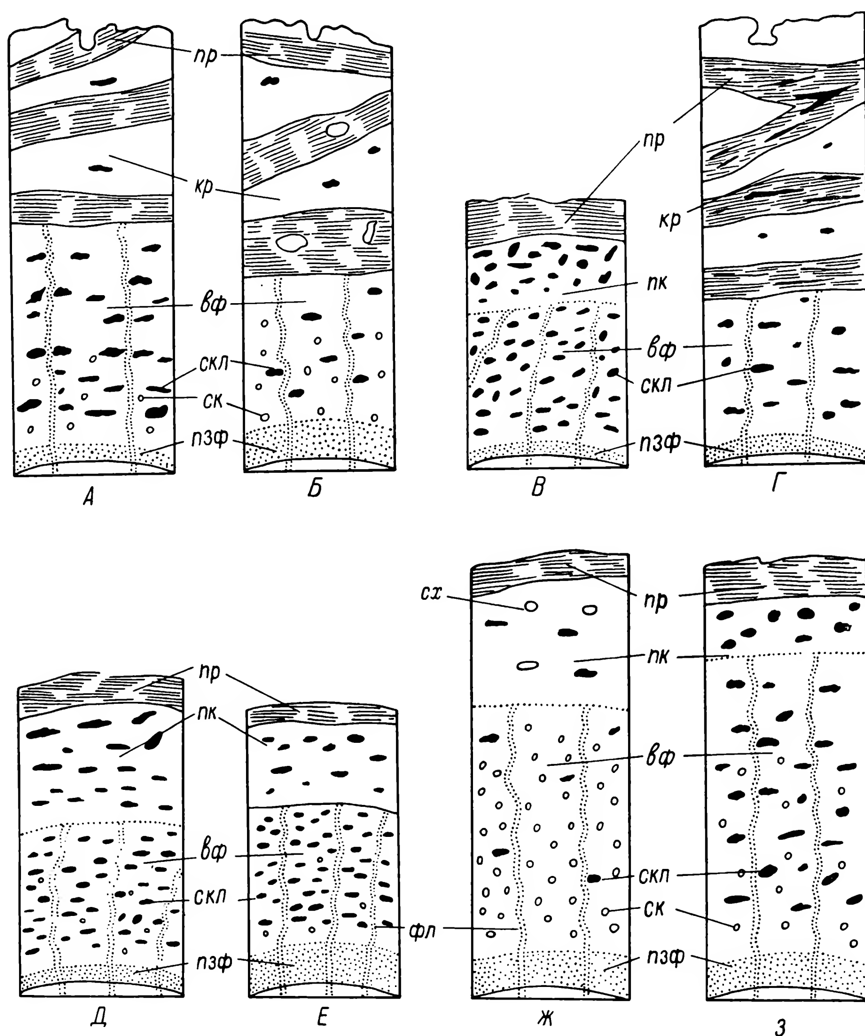


Рис. 2. Схематическое расположение тканей коры пихт на поперечном срезе ствола на высоте 1.3 м, ×10.

А — *A. nephrolepis*; *Б* — *A. sachalinensis*; *В* — *A. mayriana*; *Г* — *A. holophylla*; *Д* — *A. nordmanniana*; *Е* — *A. alba*; *Ж* — *A. sibirica*; *З* — *A. semenovii*. *пр* — перидерма; *кр* — корка; *вф* — вторичная флоэма; *пзф* — проводящая зона флоэмы; *скл* — склереиды; *ск* — слизевые клетки; *пк* — первичная кора; *сх* — смоляной ход; *фл* — флоэмные лучи.

эме содержание последних незначительное, степень склерозиса флоэмы высокая.

A. semenovii (рис. 1, *Ж*; рис. 2, *З*) отличается значительной мощностью повторных перидерм, которые состоят из губчатой феллемы и тонких слоев каменистой феллемы. Дополнительные смоляные ходы в побегах располагаются парами. В первичной коре имеются очень длинные слизевые идиобласты. Степень склерозиса первичной коры и флоэмы в стволе высокая.

ЛИТЕРАТУРА

Адамович Э. И. (1942). Пихта сибирская. — Адамович Э. И. (1960). Строение смолоносной системы пихты сибирской. В сб.: Пути расширения сырьевой базы подсочки лесов Урала и Сибири. — Еремин В. М. (1972а). Особенности анатомического строения коры пихт о. Сахалина. Лесн. ж., 3. — Еремин В. М.

(1972б). Смолоносная система коры пихт Дальнего Востока. В сб.: Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока. Тез. докл. Всес. конф. Ч. II. Хабаровск. — Л о т о в а Л. И. (1971). Анатомическая структура коры некоторых видов пихт. Вестн. МГУ, Биология, почвоведение, 3. — Н и к и т и н А. А. (1961). К вопросу о структуре и возникновении смоловместилищ пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Тр. БИН АН СССР, сер. V, 9. — Р а с к а т о в П. Б. (1964). Структура коры белой пихты. Лесн. ж., 3. — Р а с к а т о в П. Б. (1968). Особенности строения коры пихты белой и пихты сибирской. Научн. зап. Воронежск. отд. ВБО. — Р а с к а т о в П. Б. (1972). Об анатомической структуре коры пихты кавказской. Сообщ. АН ГрузССР, 65, 1. — С о к о л о в С. Я., О. Я. С в я з е в а. (1965). География древесных растений СССР. — G o l i n o w s k i W. (1968). Z badan and trankami korowymi jodly pospolitey (*Abies alba*), doniesiennie wstępne. Rocznik sekcji dendrologicznej Polskieco towarzystwa Botanicznego, XXII. — G o l i n o w s k i W. (1971). The anatomical of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. II. Quantitative changes in bark tissues within the stem. Acta. Soc. bot. polon., 40, 4. — H o l d h e i d e W. (1951). Anatomie mitteleuropäischer Gehölzroinden. In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, V, 2. — M o e l l e r J. (1882). Anatomie der Baumrinden.

Воронежский
лесотехнический институт.

Получено 3 IV 1973.

УДК 581.4 : 581.145.2 : 582.683.2

В. Е. Подколзина

ЯВЛЕНИЕ МНОГОСТВОРЧАТОСТИ ПЛОДОВ У ВИДОВ *BRASSICA*

V. E. PODKOLZINA. THE PHENOMENON OF POLYVALVULARITY IN FRUIT OF *BRASSICA* SPECIES

В 1965 г. автором были обнаружены многостворчатые плоды у некоторых крестоцветных, которые морфологически отличаются от двухстворчатых. Число семян в трехстворчатых стручках в среднем значительно выше, чем в двухстворчатых. На примере горчицы сарептской показана возможность усиления признака многостворчатости плодов путем отбора и повышения семенной продуктивности растения. На основе этих данных обсуждаются теории строения завязи крестоцветных.

Согласно существующей классификации, плоды сем. *Cruciferae* относятся к паракарпным. Плод *Brassica* — стручок, характерный для большей части крестоцветных.

Строение гинецея крестоцветных неоднократно являлось предметом дискуссий. Существует две основные точки зрения относительно его строения.

Пэйе (Payer, 1857), Эйхлер (Eichler, 1875), Арбер (Arber, 1931), Б. М. Козо-Полянский (1937), А. Л. Тахтаджян (1948, 1966), Новак (Novak, 1961) и другие авторы считают, что гинецей сем. крестоцветных образован двумя латерально расположенными плодолистиками. Рамка считается ими производной краев плодолистиков, а ложная перегородка — результатом разрастания плаценты в местах срастания плодолистиков.

Другие исследователи — Клейн (Klein, 1894), Имс и Вильсон (Eames a. Wilson, 1928; Eames, 1930), А. А. Алявдина (1931), Б. А. Келлер (1932), Н. А. Буш (1944, 1959) и В. В. Кууск (1964) полагают, что у крестоцветных гинецей образован не двумя, а четырьмя плодолистиками, расположенными в два круга. Плодолистики, расположенные трансверсально во внешнем круге, являются крупными, они открытого типа, стерильны и образуют створки. Медианно расположенные плодолистики внутреннего круга сильно редуцированы, закрытого типа, фертильны и образуют рамку с плацентой и перегородкой.

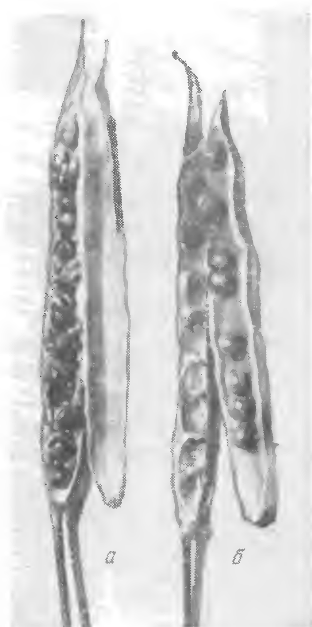
Исходя из изложенных взглядов, явление образования у некоторых крестоцветных (например, у *Nasturtium*, *Draba*, *Brassica*) плодов с тремя и четырьмя створками можно объяснить двояко: либо они тератологического происхождения (тогда плодолистиков два), либо они — результат проявления скрытых потенций, заложенных в наследственном коде (плод образован четырьмя плодолистиками).

Для того чтобы приблизиться к решению вопроса о природе многостворчатости, которая тесно связана с происхождением плода у крестоцветных, мы изучили это явление.

Трехстворчатые плоды у горчицы сарептской *Brassica juncea* (L.) Czern. (с которой проводилась основная часть работы) были обнаружены автором при селекционной оценке элитных растений.

В 1964 г. в результате осмотра примерно 20 тысяч растений горчицы (осматривалась верхушечная кисть каждого растения) нами были выявлены первые 30 трехстворчатых плодов. Наиболее часто такие плоды встречаются у межвидовых гибридов, хотя их можно найти и в сортах негибридного происхождения.

С 1965 г. была начата систематическая работа по усилению этого признака у двух сортов гибридного происхождения—ВНИИМК-6461 и ВНИИМК-26378 — путем многократного индивидуального отбора в условиях самоопыления. Частота встречаемости трехстворчатых плодов у этих гибридов (табл. 1) во много раз выше, чем у сортов негибридного происхождения № 2118 (Заря), № 405 (Южанка) и № 2326 (Скороспелка).



Зависимость числа семян у стручков *Brassica juncea* (L. Czern. от числа их створок.

а — многосемянный трехстворчатый стручок; *б* — двустворчатый стручок.

Кроме *Brassica juncea* трехстворчатые плоды были найдены у горчицы черной *B. nigra* (L.) Koch, абиссинской *B. carinata* Braun, сарзана *B. glauca* Wittm., тория *B. dichotoma* Prain и петсая *B. pekinensis* (Lour.) Rupr. Частота встречаемости трехстворчатых стручков у этих видов наибольшая у сарзана и тория (6—10%).

Для трехстворчатых плодов указанных видов *Brassica* характерны следующие особенности морфологии.

Многостворчатые плоды *B. juncea* отличаются от обычных плодов (двустворчатых) большей шириной и более округлой формой, на створках сильнее выражено жилкование, стручок более грубый. При вскрытии такого плода обнаруживается три, а иногда четыре створки. Число фрагментов, составляющих рамку, соответствует числу створок.

ТАБЛИЦА 1

Явление трехстворчатости плодов у сортов сарептской горчицы

Сорт	Просмотрено растений		Из них оказалось с трехстворчатыми плодами, %		
	в 1967 г.	в 1968 г.	в 1967 г.	в 1968 г.	среднее за 2 года
6461	500	500	2.0	2.4	2.2
6461-у	300	413	40.0	57.0	48.5
26378-у	300	405	33.0	45.0	39.0
2118	1000	1000	0	1.8	0.9
405	500	500	1.0	0.5	0.8
2326	1000	1000	0	1.8	0.9

ТАБЛИЦА 2

Число семян в стручках двух сортов сарептской горчицы

Сорт	Тип стручка $M \pm m$	m %	v	Число семян у трехстворчатых плодов в % к их числу у двустворчатых плодов
6461	Двустворчатый 15.4±0.53	3.43	10.0	100
	Трехстворчатый 20.3±0.37	1.81	16.8	132
26378	Двустворчатый 16.4±0.74	4.46	16.1	100
	Трехстворчатый 25.9±0.43	1.66	14.9	158

По нашим наблюдениям, ложная перегородка у трехстворчатых плодов горчицы сарептской, как правило, отсутствует или же прерывистая. Изредка в таком плоде встречаются две хорошо сформированные перегородки.

Описанное строение характерно и для других видов *Brassica*. Различия проявляются только в величине и форме стручка. Для таких плодов характерна многосемянность (см. рисунок), что и вызывает интерес селекционера к этому признаку (табл. 2).

Число семян в трехстворчатых структурах в среднем всегда значительно выше, чем в двухстворчатых, причем это превышение достигает 58%.

Признак трехстворчатости изменяется в пределах растения и под влиянием внешних условий; на верхушечной кисти трехстворчатые стручки чаще встречаются в ее средней и, значительно реже — в нижней части. При загущенном посеве число растений с трехстворчатыми плодами резко сокращается.

Отборы, проведенные в посевах *Brassica juncea* в течение пяти лет, привели к усилению признака трехстворчатости и созданию форм, которые имеют 50% и даже 90% трехстворчатых плодов на верхушечной кисти и 25—30% на растении в целом. Это говорит о том, что признак трехстворчатости наследственно обусловлен.

Можно предположить, что образование трехстворчатых плодов определяется рецессивными генами. При самоопылении и отборе происходит усиление и закрепление этого признака. Однако его проявление в значительной степени зависит от условий среды.

Наши данные показывают, что трехстворчатые плоды *Brassica* образованы не двумя, а тремя плодолистиками. Но не ясно, произошло ли тератологическое увеличение числа плодолистиков с двух до трех или же из четырех плодолистиков три образовали створки.

Авторы, доказывавшие наличие четырех плодолистиков в нормальном гинецее крестоцветных, сделали этот вывод на основании изучения васкулярной анатомии завязи и обнаружения в плацентах дополнительных пучков. После того как будут проведены соответствующие исследования трехстворчатых плодов, можно будет ответить на этот вопрос.

ЛИТЕРАТУРА

Алявдина А. А. (1931). Значение анатомии плодов и семян для систематики сем. *Cruciferae*. Ж. Русск. бот. общ., 16. — Буш Н. А. (1944). Курс систематики высших растений. — Буш Н. А. (1959). Систематика высших растений. — Воскресенская Г. С. (1968). Перспективы селекции сарептской горчицы. Всес. совещ. по отдален. гибридизации растений и животных. АН СССР, тез. докл. — Каден Н. Н. (1962). Типы продольного вскрытия плодов. Бот. ж., 47, 4. — Келлер Б. А. (1932). Ботаника с основами физиологии. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. — Кууск В. В. (1964). Крестоцветные (*Cruciferae* Juss.). Автореф. дисс. — Левина Р. Е. (1961). О классификации и номенклатуре плодов. Бот. ж., 46, 4.— Синская Е. Н. (1922—1923). К тератологии *Brassica campestris* L. Тр. по прикл. бот. и селекц., 13, 2. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция

покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1966). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Arber A. (1931). Studies in floral morphology. New Phytol., 30. — Eames A. J. (1930). The general anatomy of the flower with special reference to the gynoeceum. Proc. Fifth Int. bot., congr. Cambridge. — Eames A. J. a. C. L. Wilson. (1928). Carpel morphology in the *Cruciferae*. Amer. J. Bot., 15. — Eichler A. W. (1875). Blütendiagramme. — Klein J. (1894). Der Bau der Cruciferenblüte auf anatomischer Grundlage. Ber. Deutsch. Bot. Ges., XII. — Novak F. A. (1961). Vyssi rostleny. — Payer J. B. (1857). Traité d'organogenie comparée de la fleur.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
масличных культур,
г. Краснодар.

Получено 17 III 1972.

УДК 581.8 : 581.45 : 582.542.1

Г. С. Ландсберг

ОБ АНАТОМИИ ЗОНЫ ИНТЕРКАЛЯРНОГО РОСТА ЛИСТА *ZEA MAYS* L.

H. S. LANDSBERG. ON THE ANATOMY OF THE INTERCALARY GROWTH ZONE LEAVES OF *ZEA MAYS* L.

Исследование патогенеза пузырчатой головни, вызываемой у *Zea mays* L. грибом *Ustilago maydis* (DC.) Cda., остается одной из важных задач патологии растений. Решению этой задачи должно способствовать изучение галлов строго определенной локализации, возникающих при искусственном заражении. Анализ таких галлов позволит полнее выявить сущность и последовательность патологических изменений зараженных клеток и тканей.

Нами разрабатывались способы индукции пузырчатой головни у кукурузы. Опыты проводились с сортом Московская ранняя. При введении суспензии споридий в стебель растения с тремя формирующимися листьями оказалось, что большинство образующихся галлов имело достаточно определенную локализацию. Галлы большей частью возникают в зоне перехода влагалища 3-го и 4-го листа в листовую пластинку. В связи с этим представило интерес исследование особенностей строения упомянутой зоны перехода, которое дало бы возможность установить гистогенетические причины избирательной пролиферативной реакции. Следует также подчеркнуть, что строение зоны перехода, оказывающей значительное влияние на характер развития листьев злаков, которым свойствен интеркалярный рост, изучено весьма фрагментарно (Esau, 1943; Попов, 1961).

Для гистологического исследования были отобраны образцы листьев четвертых незараженных растений с зоной перехода влагалища в листовую пластинку. Фиксация проводилась в два срока. Первая фиксация была осуществлена тогда, когда пластинка и влагалище листа морфологически обособились. К этому сроку приурочивалось и экспериментальное заражение кукурузы. Вторая фиксация листьев была проведена через две недели, когда листья достигли высокой степени дифференциации.

Для суждения о степени развития листьев был выбран гистологический показатель — количество дифференцирующихся проводящих пучков, относящихся к категории так называемых непогруженных или выступающих. Во всех фиксированных в первый срок участках листа с зоной перехода было 13 непогруженных проводящих пучков (таблица, *а*, см. вклейку). Степень дифференциации отдельных пучков у разных образцов оказалась, однако, неодинаковой. Через две недели количество непогруженных проводящих пучков в зоне перехода значительно возросло и достигло 23.

В начале развития листа клетки верхней и нижней эпидермы зоны перехода имеют меристематические черты — изодиаметрическую форму и крупные ядра. Число рядов таких клеток, ориентированных по направлению роста листа, достигает 6—10 (*б*, *в*). В процессе развития эти клетки увеличиваются, но не достигают размеров клеток участков эпидермы, граничащих с зоной перехода. Устьица в зоне перехода не образуются.

В верхней эпидерме листа над лигулой имеются рано дифференцирующиеся 6—10 крупных клеток с выпуклыми наружными стенками. Отличием зоны перехода является также расположение под каждой верхней эпидермальной клеткой 2—3 клеток паренхимы мезофилла. Под каждой клеткой нижней эпидермы находятся 1—2 клетки мезофилла, так как нижние эпидермальные клетки несколько меньше.

Над лигулой и под ней в зоне перехода клетки верхней эпидермы постепенно и довольно равномерно растягиваются в направлении роста пластинки листа. Под лигулой их удлинение более значительно.

Оболочки эпидермальных клеток и клеток паренхимы мезофилла, расположенных под средней жилкой, постепенно претерпевают лигнификацию и утолщаются (*г*). Этот процесс распространяется к краям листа.

Мезофилл в зоне перехода в начале роста листа изолатеральный. Наиболее крупные клетки расположены главным образом над средней жилкой в середине мезофилла. В тот период развития листа, когда в исследуемой зоне перехода имеется 13 непогруженных (выступающих) проводящих пучков, мезофилл по краям листовой пластинки сохраняет меристематические признаки и многие клетки находятся еще в состоянии деления. В то же время в медианной части листа клетки мезофилла уже дифференцированы и примыкают друг к другу, образуя незначительные межклетники.

В каждом из 13 непогруженных проводящих пучков имеется от одного до четырех сосудов протоксилемы. Число их больше у пучков, находящихся ближе к средней жилке. Первые из возникающих сосудов протоксилемы кольчатые; они облитерируются; сосуды, возникающие позднее, — кольчатые и спиральные. В пучках с дифференцированными сосудами обнаруживаются отдельные сосуды, находящиеся в самом начале развития, имеющие протопласт (*е*).

Флоэма хорошо обособлена. Под ней формируется склеренхимоподобная ткань. Между механическими клетками и элементами флоэмы выявляются меристематические клетки. К краям листовой пластинки в зоне перехода количество меристематических, в том числе проваскулярных, клеток значительно увеличивается. Многие пучки в зоне перехода анастомозируют между собой. Сосуды в анастомозах кольчатые, их диаметр меньше, чем у сосудов продольных проводящих пучков.

В полностью сформированных пучках зоны перехода число сосудов ксилемы достигает пяти; 2—3 из них являются метаксилемными, с крупной перфорацией и щелевидными неокаймленными порами. В таких пучках имеется четко выраженная лакуна протоксилемы.

Склеренхимные элементы рассматриваемых пучков формируются как с их верхней, так и с нижней стороны, образуя механическую обкладку.

Формирование так называемых погруженных проводящих пучков (*ж*) осуществляется в той же последовательности, что и непогруженных.

Развитие лигулы начинается, по-видимому, с возникновения выроста эпидермальных клеток, находящихся в меристематическом состоянии (*з*, *и*). Оболочки эпидермальных клеток формирующейся лигулы с ее адаксиальной стороны постепенно одревесневают. В мезофилле лигулы первоначально наблюдается лишь несколько слоев клеток. С течением времени в нем происходит дифференциация склеренхимных элементов, имеющих характер веретеновидных трахеид с точечными порами. Проводящие элементы в лигуле не выявляются.

Следует подчеркнуть, что четко оформленная интеркалярная меристема в зоне перехода не обнаруживается и вопрос о ее самостоятельности требует дальнейших исследований. По-видимому, в зоне перехода влагалища

в листовую пластинку меристематическую функцию выполняет большинство клеток мезофилла и соответствующие им клетки эпидермы. Именно со значительным числом клеток, способных к активному делению, очевидно, связана приуроченность индуцированной пролиферации к рассматриваемой зоне листа.

ЛИТЕРАТУРА

Попов Н. Н. (1961). Некоторые новые данные по анатомической и морфологической структуре листа кукурузы. ДАН СССР, 139, 6 : 1474—1475. — Esau K. (1943). Ontogeny of the vascular bundle in *Zea mays* L. Hilgardia, 15, 3 : 327—368.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, Ленинград.

Получено 14 XII 1973.

УДК 581.9 (571.52)

И. М. Красноборов, Е. Ф. Пеньковская, С. А. Тимохина и В. М. Ханминчун

НОВОЕ ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ТУВИНСКОЙ АССР

I. M. KRASNOBOROV, E. F. PENKOVSKAYA, S. A. TIMOKHINA AND V. M. KHANMINCHUN. NEW CONTRIBUTION TO THE TUVA A. S. S. R. FLORA

В 1972 году авторами проводились исследования флоры Тувинской АССР, в результате которых выявлено для этой территории новое семейство *Malvaceae* и ряд новых родов и видов. В статье приводятся местонахождения для 64 видов, ранее неизвестных для Тувы. Некоторые из перечисленных видов широко распространены на соседних с Тувинской АССР территориях, другие считались эндемами Алтая, Забайкалья или Монголии.

В 1972 г. сотрудники Гербария Центрального Сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР продолжали исследования флоры Тувинской АССР. Были изучены южные склоны хр. Вост.Танну-Ола, дол. рек Эрзин и Тес-Хем в р-не с. Эрзин и его ближайших окрестностей, дол. р. Нарын в окр. с. Нарын, дол. р. Тес-Хем по дороге от с. Нарын на р. Качик, окр. с. Ильинка в Каа-Хемском р-не и некоторые другие места. Собран значительный гербарный материал, насчитывающий свыше 12 000 листов. Кроме того, продолжается обработка гербарных материалов более ранних исследований.

Из собранных видов большое число впервые указывается для флоры Тувинской АССР. Многие из новых для Тувинской АССР видов — это обычные виды лесных территорий Алтае-Саянской области или степных пространств Монголии, Забайкалья и Юго-Восточного Алтая.

Ряд флористических находок подчеркивает более тесную связь флоры южных склонов нагорья Сангилен и хр. Вост. Танну-Ола с флорой Вост. Саяна и Забайкалья, а также с флорой Юго-Восточного Алтая и Центральной Азии. Это подтверждается наличием здесь в большом количестве таких видов, как *Peucedanum puberulum*, *Stipa klemenzii*, *Aconitum decipiens*, *Gentiana sibirica*, *Thymus schischkinii*, *Astragalus tibetanus*, *Crepis flexuosa*, *Veronica ciliata* и др.

Ниже перечисленные гербарные образцы новых для Тувинской АССР видов, там где это не оговорено, собраны в Каа-Хемском районе, в окр. с. Ильинка Е. Ф. Пеньковской совместно со студентами Л. Ерёменко, Л. Купаловой и В. Ивановым, в Эрзинском районе, в окр. с. Эрзин С. А. Тимохиной со студентами Л. Данилюк, М. Сакович и Ю. Мрыхиным, в окр. с. Нарын И. М. Красноборовым со студентами Н. Безъязыковой и Л. Косинец, на хр. Вост. Танну-Ола в июне и июле В. М. Ханминчуном

со студентами Н. Идт, А. Березовским и С. Пятовым, в августе Л. Купаловой, Л. Ерёменко, Л. Данилюк, М. Сакович.

Семейства в списке расположены по системе Энглера, а роды и виды в алфавитном порядке.

1. *Potamogeton filiformis* Pers. Эрзинский район, западный берег оз. Тере-Холь, в воде вдоль берега, 26 VII 1972, С. Тимохина, М. Сакович; окр. с. Нарын, выс. 1260 м, в 4 км вверх по р. Нарын, в воде старицы, 7 VII 1972.

2. *Agrostis clavata* Trin. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, березово-лиственничный лес, 14 VII 1972.

3. *Stipa klemenzii* Roshev. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, каменистые склоны по правому берегу р. Эрзин, 17 VII 1972; там же, каменистые склоны по левому берегу р. Эрзин против с. Булун-Бажи, 22 VII 1972. Встречается в Сев. Монголии, найден в Бурятской АССР.

4. *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, в воде пойменного озера, 21 VII 1972. В южной части Красноярского края найдена только в бассейне р. Чулым, ближайшие местонахождения в Вост. Сибири — Бурятская АССР.

5. *Carex dioica* L. Тес-Хемский р-н, Вост. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь в 5 км на юг, выс. 2140 м, кустарниковая тундра, 14 VII 1972; Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, в 8 км вверх по р. Нарын, закустаренная, заболоченная пойма, 14 VII 1972. Ближайшие местонахождения на Алтае и Саянах.

6. *Carex krausei* Boeck. Эрзинский р-н, окр. прииска Нарын, в верх. р. Нарын, ерники, 21 VII 1949, К. Соболевская. Ближайшие местонахождения на Алтае и Восточном Саяне.

7. *Cobresia filifolia* (Turcz.) Meinsh. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, в 8 км вверх по р. Нарын, выс. 1260 м, елово-лиственничный лес в пойме, 14 VII 1972.

8. *Heleocharis uniglumis* (Link) Schult. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, луг в пойме р. Нарын, 8 VII 1972; там же, песчано-илистый берег старицы, 17 VII 1972; западный берег оз. Тере-Холь, выс. 1140 м, в прибойной полосе у кромки воды, 26 VII 1972.

9. *Juncus arcticus* Willd. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, сырой луг в пойме р. Эрзин, по берегу протоки, 14 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1260 м, песчаные наносы в пойме р. Нарын, 11 VII 1972; нагорье Сангилен, выс. 2200 м, среднее течение р. Дзос, галечники, 29 VIII 1963, М. Байтенов.

10. *Juncus brachyspathus* Maxim. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, сырой луг по правому берегу р. Эрзин между с. Эрзин и с. Бай-Даг, 16 VII 1972.

11. *Luzula rufescens* Fisch. et E. Mey. Тес-Хемский р-н, хр. Вост. Танну-Ола, окр. пос. Деспен в 5 км на север, выс. 1860 м, берег ручья Куркач, 22 VI 1972; Зап. Саян, окр. оз. Сут-Холь, 9 VII 1947, Л. Черепнин.

12. *Orchis fuchsii* Druce. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, елово-березовый лес, 9 VII 1972.

13. *Parietaria micrantha* Ledeb. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, в 3 км выше по р. Сое, скалы, 29 VI 1972, И. Красноборов, С. Тимохина.

14. *Axyris hybrida* L. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, бурьянистая залежь, 14 VII 1972; Эрзинский р-н; окр. с. Эрзин, каменисто-щебнистый склон по правому берегу р. Эрзин, 8 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1300 м, мелкодерновинная степь, в зарослях караганы, 19 VII 1972; там же, сорное у юрты, 12 VII 1972.

15. *Axyris prostrata* L. Эрзинский р-н, восточный берег оз. Тере-Холь, песчаная караганниковая степь, 26 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1260 м, у основания скал песчаника, 13 VII 1972.

16. *Melandrium apricum* (Turcz.) Rohrb. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, правобережье р. Сои, западный склон, каменистые выходы, 16 VII 1972; левобережье р. Сои, южный склон, среди камней, 18 VII 1972; Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, на скалах по правому берегу р. Эрзин, 8 VII 1972; там же, тополево-лиственничный лес в пойме р. Эрзин, 17 VII 1972; там же,

каменистые склоны по левому берегу р. Эрзин против с. Булун-Бажи, 18 VII 1972; там же, г. Кургальчи, крупнокаменистые склоны, 20 VII 1972; окр. с. Нарын, г. Удогонд, выс. 1600 м, скалы песчаника, 17 VII 1972; там же, выс. 1350 м, 5 VII 1972; Тес-Хемский р-н, хр. Вост. Танну-Ола, окр. пос. Ак-Чара в 8 км на север, выс. 1280 м, лог высохшего ручья, 5 VII 1972; дол. р. Ирбитей, выс. 1200 м, ивово-тополевый лес с разнотравным покровом, 3 VII 1972; дол. р. Шивелиг-Хем, выс. 1330 м, надпойменная терраса, 16 VIII 1972.

17. *Minuartia stricta* (Sw.) Hiern. Тес-Хемский р-н, хр. Вост. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь, выс. 1740 м, берег р. Оруг-Туг-Хем, осоковое болото, 7 VII 1972; Зап. Саян, Саянский хр., г. Мунгаш-Куль, выс. 2100 м, берег р. Кульгу-Адыр, 5 VII 1967, И. Красноборов, В. Лужецкий; хр. Хор-Тайга, верх. р. Алды-Соор (басс. р. Хемчик), выс. 2020 м, заболоченный луг, 22 VII 1970, И. Красноборов, М. Мерзлякова.

18. *Pseudostellaria rupestris* (Turcz.) Pax. Зап. Саян, Саянский хр., верх. р. Куже в районе г. Мунгаш-Куль, выс. 1760 м, гранитные осыпи, 5 VII 1967, И. Красноборов, В. Пальчиков.

19. *Stellaria dahurica* Willd. ex Schlecht. Тес-Хемский р-н, хр. Вост. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь, выс. 1740 м, берег р. Оруг-Туг-Хем, осоковое болото, 7 VII 1972; окр. с. Берт-Даг, выс. 1200 м, каменистое русло р. Теректиг-Хем, 3 VI 1972; Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, осоковое болото в пойме, 21 VII 1972; Зап. Саян, г. Кызыл-Тайга, выс. 2200 м, берег ручья, 8 VIII 1968, И.Красноборов, В. Ханминчун; хр. Хор-Тайга, верх. р. Алды-Соор (басс. р. Хемчик), выс. 2020 м, заболоченный осоковый луг, 22 VII 1970, И. Красноборов, М. Мерзлякова; Саянский хр., верх. р. Мунгаш-Ак, 2100 м, кустарники по берегу ручья, 8 VII 1967, И. Красноборов, Л. Ехаева; хр. Позарым-Тайгазы, верх. р. Ак-Хем, выс. 2100 м, берег реки, 3 VIII 1968, И. Красноборов, В. Ханминчун. Ближайшие местонахождения в Вост. Саяне (Тункинская дол.) и Сев.-Зап. Монголии.

20. *Aconitum decipiens* Worosch. et Anfalov. Эрзинский р-н, окр. прииска Нарын, дол. р. Кара-Сук, 26 VII 1949, К. Соболевская. Считался эндемом Алтая.

21. *Aconitum leucostomum* Worosch. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь в 4 км на север, выс. 1820 м, заболоченный осоковый луг с ерником, 20 VII 1972; ерники и каменистые обнажения по кедрово-лиственничному редколесью, выс. 1910 м, 20 VII 1972; Зап. Саян, Саянский хр., р-н г. Мунгаш-Куль, в верх. р. Куже, 6 VII 1967, И. Красноборов; там же, г. Кызыл-Тайга, выс. 2400 м, сев. склон кара, 8 VIII 1968, он же. Ближайшие местонахождения отмечены на Алатае в Зап. Монголии.

22. *Batrachium divaricatum* (Schrank) Schur. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, в воде пойменного озера, 21 VII 1972.

23. *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fries. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, старица р. Нарын, 10 VII 1972. К. А. Соболевской (1953) приводится для Тувы по сборам Б. К. Шишкина близ берега оз. Кара-Куль, находящегося за пределами Тувинской АССР.

24. *Ranunculus pedatifidus* Smith. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь, в 7 км на север, выс. 2150 м, каменистый склон, скалы, 22 VII 1972; басс. р. Холу, выс. 1630 м, скалы, 17 VI 1972; дол. р. Ужарлыг-Хем, выс. 1300 м, тополевый лес с караганой, 19 VI 1972.

25. *Dontostemon micranthus* C. A. Mey. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, надпойменная терраса р. Сои, левобережье, залежь с остепненным травяным покровом, 6 VII 1972; Дзун-Хемчикский р-н, окр. дер. Ак-Дош, скалы, 30 VI 1967, И. Красноборов, Л. Ехаева; Барун-Хемчикский р-н, дол. р. Алаш, выс. 980 м, пойма, 2 VII 1968, И. Красноборов, В. Ханминчун; Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, юго-восточные каменистые склоны по правому берегу р. Эрзин, 8 VII 1972 и у основания скал по правому берегу р. Эрзин на границе с тополевниками, 14 VII 1972; там же, между с. Эр-

зин и с. Бай-Даг, галечник по правому берегу р. Эрзин, 16 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1300 м, злаково-полынная степь, 12 VII 1972; окр. с. Нарын, г. Удогонд, выс. 1500 м, у основания скал, 15 VII 1972.

26. *Draba ochroleuca* Bunge. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь в 5 км на юг, выс. 2170 м, водяниково-ерниково-дриадовая тундра, 14 VII 1972; Эрзинский р-н, верх. р. Нарын, окр. прииска Нарын, гольцы, 21 VII 1949, К. Соболевская; Зап. Саян, Хемчикский хр., верх. р. Шом-Шум, выс. 2150 м, на мочажинах в кустарниковой тундре, 18 VII 1970, И. Красноборов, М. Мерзлякова.

27. *Eutrema parviflorum* Turcz. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь, берег р. Оруг-Туг-Хем, выс. 1740 м, кочковатое осоковое болото, 12 VII 1972; окр. оз. Кара-Холь в 5 км на юг, выс. 2140 м, кустарниковая тундра с единичными лиственницами, 14 VII 1972. Ближайшее местонахождение в восточной половине Вост. Саяна.

28. *Isatis costata* C. A. Mey. var. *leiocarpa* Ledeb., Тес-Хемский р-н, предгорья хр. В. Танну-Ола, выс. 1150 м, каменистое русло р. Хыралыг-Хем, на песке, 9 VI 1972; var. *lasiocarpa* (Ledeb.) N. Busch, Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, р. Дзос, на пойменной террасе, 28 VIII 1963, М. Байтенов.

29. *Torularia humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, каменистые склоны по левому берегу р. Эрзин, 5 VII 1972; там же, чиевая степь в дол. р. Тес-Хем, 23 VII 1972; там же, тополевники в пойме р. Эрзин, 6 VII 1972; там же, между с. Эрзин и с. Бай-Даг, галечник по правому берегу р. Эрзин, 16 VII 1972; там же, солонцеватая степь в дол. р. Тес-Хем, 19 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1258 м, песчаные наносы в пойме р. Нарын, 11 VII 1972; там же, у основания скал песчаника, 13 VII 1972; там же, в 2 км вверх по р. Нарын, степной участок в еловолиственничном лесу, 17 VII 1972.

30. *Parnassia laxmannii* Pall. ex Schult. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, в 2 км по дороге к с. Булун-Бажи, разнотравный луг в пойме р. Эрзин, 10 VII 1972; там же, тополевники по правому берегу р. Эрзин, 15 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1258 м, луг в пойме р. Нарын, 10 VII 1972.

31. *Potentilla altaica* Bunge. Эрзинский р-н, басс. р. Тес-Хем, в 63 км от с. Нарын по дороге на р. Качик, выс. 2000 м, луговая степь по гребню хребта, 22 VII 1972. Отмечена для Алтая и Вост. Саяна.

32. *Astragalus kaufmannii* Kryl. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, в 3 км вверх по р. Нарын, галечник по берегу реки, 17 VII 1972; нагорье Сангилен, среднее течение р. Балыктыг-Хем, выс. 2400—2600 м, каменистый склон, 25 VIII 1963, М. Байтенов. Растение высокогорий Алтая, Вост. Саяна и Станового нагорья.

33. *Astragalus tibetanus* Benth. ex Bunge. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, каменистые россыпи в степи по берегу протоки р. Эрзин, 12 VII 1972 и бобово-злаковый луг по берегу протоки р. Эрзин, 12 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1258 м, в 1 км вниз по р. Нарын, солонец, 19 VII 1972. Ближайшие местонахождения отмечены в Сев. Монголии и на Алтае.

34. *Astragalus versicolor* Pall. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1600 м, в 8 км на север от села, щебнистый склон, 20 VII 1972. Ближайшие местонахождения в Хакасско-Минусинских степях и Монголии.

35. *Melilotus officinalis* (L.) Desr. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, левобережье, береговой обрыв у дороги, 26 VII 1972.

36. *Zygophyllum pterocarpum* Bunge. Овюрский р-н, хр. В. Танну-Ола, дол. р. Ирбитей, выс. 1200 м, ивово-тополевый лес, 3 VIII 1972. Ближайшие местонахождения на Алтае и в Зап. Монголии (Монгольский Алтай).

37. *Malva pusilla* Smith. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, левобережье, на береговом откосе, 19 VII 1972.

38. *Viola dactyloides* Roem. et Schult. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, правобережье р. Сои, лиственничный лес по северному склону, 24 VII 1972. Встречается в Сев.-Вост. Монголии и южной части Красноярского края.

39. *Peucedanum puberulum* Turcz. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, галечник по левому берегу р. Эрзин, 13 VII 1972; там же, злаково-разнотравный луг по левому берегу р. Эрзин, 20 VII 1972; там же, тополево-лиственничный лес в пойме р. Тес-Хем, 19 VII 1972; там же, злаково-разнотравный луг в пойме р. Тес-Хем, 23 VII 1972; там же, солонцеватая степь в дол. р. Тес-Хем, 19 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1260 м, у основания скал песчаника, 13 VII 1972; там же, кустарники из караганы в пойме р. Нарын, 14 VII 1972; в 8 км от пос. Нарын вверх по р. Нарын, выс. 1260 м, елово-лиственничный лес в пойме, 14 VII 1972; там же, выс. 1400 м, в 4 км вверх по р. Орто-Добчи, в кустарниках из караганы, 20 VII 1972. Считался эндемом Забайкалья.

40. *Androsace gmelinii* (Gaertn.) Roem. et Schult. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1258 м, заросли караганы на первой надпойменной террасе р. Нарын, 10 VII 1972.

41. *Gentiana leucomelaena* Maxim. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1258 м, луг в пойме р. Нарын, 8 VII 1972.

42. *Gentiana sibirica* (Kusn.) Grossh. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, галечник по правому берегу р. Эрзин, между с. Эрзин и с. Бай-Даг, 16 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1258 м, кустарниковые заросли, 8 VII 1972; Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. пос. Самагалтай в 4 км на северо-восток, выс. 1320 м, лиственнично-тополевый лес в дол. р. Тытыг-Хем, 12 VIII 1972.

43. *Hackelia deflexa* (Wahl.) Opiz. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. пос. Самагалтай в 4 км на северо-восток, выс. 1320 м, лиственнично-тополевый лес в дол. р. Тытыг-Хем, 12 VIII 1972; окр. пос. Деспен, выс. 1650 м, берег р. Деспен, 9 VIII 1972.

44. *Lappula marginata* (M. B.) Guerke. Эрзинский р-н, зап. берег оз. Тере-Холь, выс. 1147 м, песчаная ковыльная степь с караганой Бунге, в кустах караганы, 26 VII 1972, И. Красноборов. Ближайшие местонахождения в Чуйской степи на Алтае и в Сев. Монголии (Тюмюртэ-Гол).

45. *Lycopus europaeus* L. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, левобережная пойма р. Сои, разнотравно-осоковый луг, 10 VII 1972. Изредка встречается на Алтае и в южной части Красноярского края.

46. *Thymus schischkinii* Serg. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, каменистая степь в дол. р. Тес-Хем, 9 VII 1972; там же, в 2 км на юго-восток, щебнистая степь, 12 VII 1972; там же, в 4.5 км по дороге на с. Морен, щебнистые склоны, 11 VII 1972; там же, г. Кургальчи, каменистая степь, 20 VII 1972; там же, каменистые склоны по левому берегу р. Эрзин против с. Булун-Бажи, 22 VII 1972; там же, каменистая степь по правому берегу р. Эрзин, 24 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1500 м, щебнистые выходы известняка, 12 VII 1972; Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, басс. руч. Берт-Карасук, выс. 1760 м, каменистый склон, 13 VIII 1972. Считался эндемом Алтая.

47. *Euphrasia krylovii* Serg. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь, выс. 1745 м, болото, мерзлотные бугры, 19 VII 1972. Считался эндемом Алтая.

48. *Euphrasia regelii* Wettst. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, берег ручья в пойме, 13 VII 1972; там же, галечник по берегу р. Нарын, 11 VII 1972; Зап. Саян, Саянский хр., верх. р. Ак-Хем, выс. 2000 м, 3 VIII 1968, И. Красноборов, В. Ханминчун; хр. Хор-Тайга, верх. р. Алды-Соор, выс. 2020 м, 22 VII 1970, И. Красноборов, М. Мерзлякова; хр. Хемчикский, верх. р. Шом-Шум, выс. 2000 м, 17 VII 1970, они же; Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь в 5 км на север, выс. 1800 м, лог ручья, впадающего в озеро, 22 VII 1972. В Сибири указывается для высокогорий Алтая и Вост. Саяна.

49. *Pedicularis flava* Pall. Эрзинский р-н, басс. р. Тес-Хем, в 30 км от с. Нарын по дороге на р. Качик, выс. 1450 м, щебнистые выходы известняка по южному склону, 23 VII 1972. Даурско-монгольский вид.

50. *Veronica ciliata* Fisch. Эрзинский р-н, нагорье Сангилен, средн. течение р. Дзос, выс. 1900 м, склон горы, на скалах, 28 VIII 1963, М. Байте-

нов. Центральноазиатский вид. Для Алтае-Саянской области не указывался.

51. *Orobanche uralensis* G. Beck. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, правобережье р. Сои, крутой западный склон, разнотравно-осоковая степь, 2 VII 1972 и левобережье р. Сои, южный склон, на камнях, 20 VII 1972. Указывается для Алтая и юга Красноярского края.

52. *Utricularia intermedia* Hayne. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, правобережье р. Сои, осоковое болото, 9 VII 1972.

53. *Galium aparine* L. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, сырой луг по левому берегу р. Эрзин, среди зарослей караганы, 13 VII 1972; окр. с. Нарын, выс. 1260 м, заросли караганы на первой надпойменной террасе р. Нарын, 10 VII 1972.

54. *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, левобережье р. Сои, южный склон, среди камней, 18 VII 1972, и там же, на камнях, 20 VII 1972.

55. *Achillea alpina* L. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, лиственничный лес в пойме р. Эрзин между с. Эрзин и с. Булун-Бажи, 10 VII 1972.

56. *Artemisia leucophylla* Turcz. ex Clarke. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, тополевники по правому берегу р. Эрзин, 15 VII 1972 и галечник по правому берегу р. Эрзин между с. Эрзин и с. Бай-Даг, 16 VII 1972; басс. р. Тес-Хем в 63 км от с. Нарын по дороге на р. Качик, выс. 1900 м, разреженный лиственничный лес вдоль дороги, 22 VII 1972. Ближайшие местонахождения отмечены в Юго-Восточном Алтае, Сев-Зап. Монголии.

57. *Bidens radiata* Thuill. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, осоковое болото в пойме, 21 VII 1972.

58. *Crepis bungei* Ledeb. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, дол. р. Сои, правобережье, елово-березовый лес, 9 VII 1972; Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, разнотравный луг в пойме р. Нарын, 12 VII 1972; там же, в кустарниковых зарослях в пойме, 8 VII 1972.

59. *Crepis flexuosa* (Ledeb.) Clarke. Эрзинский р-н, окр. с. Эрзин, галечник по правому берегу р. Эрзин между с. Эрзин и с. Бай-Даг, 16 VII 1972. Ближайшие местонахождения отмечены на Алтае, в Монголии.

60. *Dendranthema mongolicum* (Ling) Tzvel. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, выс. 1260 м, закустаренный галечник в пойме р. Нарын, 11 VII 1972; верх. р. Нарын, окр. прииска Нарын, ерники, 21 VII 1949, К. Соболевская. Ближайшие местонахождения в Сев. Монголии.

61. *Erigeron leioreodes* M. Pop. Тес-Хемский р-н, хр. В. Танну-Ола, окр. оз. Кара-Холь в 3 км на юг, выс. 1780 м, разнотравно-осочковый луг в пойме ручья, впадающего в р. Холь-Ежу, 14 VII 1972. Джунгаро-алтае-саянский вид.

62. *Hieracium krylovii* Nevski. Эрзинский р-н, окр. с. Нарын, в 8 км вверх по р. Нарын, выс. 1260 м, закустаренная пойма, 14 VII 1972; там же, смешанный лес по берегу старицы, 10 VII 1972. Ближайшие местонахождения на северных склонах и высокогорьях Саянов и Алтая.

63. *Hieracium robustum* Fries. Каа-Хемский р-н, окр. с. Ильинка, правобережье р. Сои, вершина горы, разнотравно-осочковая закустаренная степь, 16 VII 1972. Известны местонахождения в южной части Красноярского края.

64. *Saussurea dorogostaiskii* Palib. Зап. Саян, Саянский хр., верх. р. Кара-Су, приток р. Ак-Сук, выс. 2150 м, 6 VII 1968, И. Красноборов, В. Ханминчун; хр. Позарым-Тайгазы, перев. Колбак-Пеш-Пажи-Арт, выс. 2450 м, 4 VIII 1968, они же; хр. Хор-Тайга, верх. р. Алды-Соор, выс. 2100 м, 23 VII 1970, И. Красноборов, Э. Дубровин. Ближайшие местонахождения в Прихубсугулье в Монголии и прилежащих к нему районах Вост. Саяна.

ЛИТЕРАТУРА

Красноборов И. М. (1973). Дополнение к флоре Тувинской АССР. В сб.: Новости географии и систематики растений Сибири. — Красноборов И. М., Е. Ф. Пеньковская, М. Н. Ломоносова, В. М. Ханминчун. (1973). Новые для Тувинской АССР растения. Бот. ж., 58, 8. — Крылов П. Н.

(1903). Путевые заметки об Урянхайской земле. Зап. Русск. геогр. общ., XXXIV, 2. — Соболевская К. А. (1953). Конспект флоры Тувы. Новосибирск. — Шишкин Б. К. (1914). Очерки Урянхайского края. — Printz H. (1921). The vegetation of the Siberian-Mongolian frontiers. (The Sajansk region). Trondhjem.

Центральный
Сибирский ботанический сад
Сибирского отделения АН СССР,
г. Новосибирск.

Получено 12 V 1973.

УДК 582 : 632.1 : 634.948 (23) (470.67)

П. Л. Львов

СУБАЛЬПИЙСКИЕ СЕРООЛЬХОВЫЕ И ОЛЬХОВО-БЕРЕЗОВЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ВНЕШНЕГОРНОГО ДАГЕСТАНА

P. L. LVOV. SUBALPINE *ALNUS INCANA* AND ALDER-BIRCH REDKOLESJAS OF THE SOUTH-EASTERN PART OF THE OUTER-MOUNTAINOUS DAGHESTAN

Показаны закономерности распределения ольшатников на территории Дагестана. Дано геоботаническое описание ряда ассоциаций субальпийских сероольховых и ольхово-березовых редколесий юго-восточной части Внешнегорного Дагестана. Это наиболее подробное из имеющихся описаний. На основании наличия в древостое некоторых ассоциаций сосны, а в кустарничково-травяном и напочвенном моховом покрове выраженного ядра бореальных видов сделан вывод о производном характере ольхово-березовых редколесий.

Внешнегорный геоморфологический район Дагестана включает территорию внешних склонов передовых хребтов (Андийского, Салатау, Гимринского, Карасырта, Леса), отдельные вершины которых достигают 2715—3011 м над ур. м. (Гюль и др., 1959; Гурлев, 1969). Передовые хребты сложены преимущественно третичными породами, среди которых преобладают толщи темных и серых сланцевых глин, более твердых бурых или красноватых песчаников и ракушечных известняков (Добрынин, 1948).

Среднее годовое количество осадков колеблется в зависимости от высоты местности над уровнем моря. Так, в низких предгорьях их выпадает 366 мм, в средних — 650 мм и на пределе лесной растительности — свыше 800 мм. Климат, по данным П. П. Посохова (1969), колеблется от очень сухого умеренно жаркого, характерного для территорий, расположенных ниже 200 м над ур. м., до влажного прохладного, свойственного территориям на уровнях выше 1600 м. Почвы в нижнем поясе каштановые, коричневые, а в верхнем — бурые лесные, перегнойно-карбонатные и горные лугово-лесные. Во Внешнегорном Дагестане Е. В. Шифферс (1953) установила следующую схему растительных поясов: степной—лесостепной—субальпийский, а И. А. Гурлев (1969) добавил еще альпийский пояс. Здесь отсутствуют субнивальный и нивальный пояса и слабо выражен альпийский пояс. Все пояса Внешнегорного района по сравнению с Внутригорным и Высокогорным геоморфологическими районами значительно снижены.

Во Внешнегорном Дагестане нами (Львов, 1964, 1966) выделены следующие лесорастительные пояса: 1) пояс аридных редколесий или светлых лесов (150—500 м над ур. м.); 2) пояс дубовых и грабово-дубовых лесов (500—1000 м); 3) пояс буковых лесов (1000—1400—1600 м). На северных склонах бук господствует начиная с высоты 700 м; 4) пояс парковых субальпийских дубовых (*Quercus macranthera*), березовых и сероольховых редколесий (1400—1600 (1800) м над ур. м.); 5) пояс сосново-березовых редколесий (1800—2100 м над ур. м.); по границе с Внутригорным Дагестаном выражен слабо.

К настоящему времени относительно полно изучены аридные редколесья, широколиственные леса, парковые дубравы и березняки (Львов, 1964, 1965, 1966, 1969а, б, 1970, 1971, 1973; Абачев, 1968, 1972). Геоботаническое описание ольховых и ольхово-березовых редколесий Внешнегорного Дагестана до последнего времени в литературе отсутствовало. Между тем субальпийские ольшатники и березняки выполняют важные почвозащитные и водоохранные функции. Они представляют интерес и с научной точки зрения.

В Дагестане произрастает три вида ольхи: *Alnus incana* (L.) Moench, *A. barbata* C. A. Mey., *A. glutinosa* (L.) Gaertn. Одни виды участвуют в образовании ольшатников на низменности, другие — в Горном Дагестане. Как известно, эти виды произрастают и в других районах Кавказа, а в Талыше обитает еще *A. subcordata* C. A. Mey. (Прилипко, 1961).

На низменности встречаются ольшатники с преобладанием *Alnus barbata*, реже — с преобладанием *A. incana*. Контактируют они с тополевыми, ивовыми и дубовыми лесами. Приурочены к увлажненным болотным почвам берегов рек и ручьев. Наиболее распространены в низовьях Самура и реже вдоль русел рек Акташа и Терека. К лесообразующей породе примешиваются *Populus canescens* Smith, *P. sosnowskyi* Grossh., *Carpinus caucasica* Grossh., *Juglans regia* L., *Ulmus suberosa* Moench, *Quercus robur* L. В подлеске чаще других встречается *Thelycrania australis* (C. A. Mey.) Sanadze.

Особенностью низинных ольшатников является обилие лиан: *Periploca graeca* L., *Vitis silvestris* Gmel., *Smilax excelsa* L., *Hedera pastuchovii* Woronow, *Clematis orientalis* L. В травяном покрове доминируют *Sambucus ebulus* L., *Equisetum majus* Gars., *Potentilla reptans* L., *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) Beauv., *Carpesium abrotanoides* L.

Здесь описаны ольховый лиановый лес с покровом из *Sambucus ebulus*, грабово-ольховый лиановый лес с покровом из *Euphorbia amygdaloides* L., ольховый лиановый лес с покровом из *Potentilla reptans* (Львов, 1961, 1964, 1965; Соловьева, 1965, 1969). Таким образом, *Alnus incana* входит в состав прибрежных лесов низменного Дагестана и образует местами ольшатники, тогда как в Закавказье она произрастает в среднем и верхнем горном поясах по долинам горных рек и ручьев и неизвестна на низменности (Гроссгейм, 1948; Прилипко, 1954, 1961).

В прирусловой части рек Внешнегорного Дагестана формируются пионерные сероольшатники и черноольшатники на молодых аллювиальных слаборазвитых почвах. В составе их древостоя появляются *Alnus glutinosa*, *Fagus orientalis* Lipsky, *Cerasus avium* (L.) Moench. В подлеске доминируют *Corylus avellana* L., *Thelycrania australis*, встречаются также *Sambucus nigra* L., *Euonymus latifolius* Mill., *Frangula alnus* Mill. Среди лиан находим только *Humulus lupulus* L. и *Rubus caesius* L.

В мезофильном комплексном высокотравном покрове: *Petasites albus* (L.) Gaertn., *Valeriana tiliifolia* Troitzky, *Aruncus vulgaris* Raf., *Eupatorium cannabinum* L., *Equisetum majus*, *Symphytum asperum* Lepech., *Salvia glutinosa* L. и другие виды, не свойственные ольшатникам низменности. В среднем течении р. Акташ и его притоков на высоте 700—1000 м над ур. м. нами описаны: сероольшатник с доминированием в травяном покрове *Petasites albus*, сероольшатник с преобладанием *Valeriana tiliifolia*, сероольшатник с доминированием *Salvia glutinosa*, черноольшатник с преобладанием *Circaea lutetiana* (Львов, 1969б).

Редкими участками сероольшатники встречаются на влажных и сырых поймах рек и в Высокогорном Дагестане, чаще всего среди сосново-березовых лесов. В составе их древостоев — *Pinus sosnowskyi* Nakai, *Betula pendula* Roth, *B. litwinowii* Doluch., *Sorbus aucuparia* L., *Acer platanoides* L. Среди кустарников — *Ribes biebersteinii* Berlin, *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Rosa oxyodon* Boiss., *Lonicera caucasica* Pall. В составе травостоя доминируют *Poa nemoralis* L., *Circaea alpina* L., *Aruncus vulgaris*, *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. В некоторых ассоциациях обычны *Oxalis acetosella* L., *Asperula odorata* L., *Urtica dioica* L.

Субальпийские сероольховые и ольхово-березовые редколесья Внешнегорного Дагестана встречаются на верхней границе лесной растительности, выше букового леса, на высоте 1400—1600 (1800) м над ур. м. Здесь они местами перемежаются с разнотравными парковыми дубравами и березовыми редколесьями (Львов, 1971). Выше 1600 м над ур. м. по границе с Внутригорным Дагестаном (1800—2200 м) встречаются сосново-березовые редколесья. Местами *Alnus incana* спускается в средний горный пояс и образует на месте сведенных буковых лесов производные ольшатники.

В сложении древостоя и подлеска ольховых и ольхово-березовых редколесий верхней полосы принимают участие *Alnus incana*, *Betula litwinowii*, *B. pendula*, *B. raddeana* Trautv., *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea* L., изредка *Pinus sosnowskyi*, *Ribes biebersteinii*, *Rubus buschii* (Rozan.) Grossh., *Lonicera caucasica*, *Rhododendron luteum* Sweet. Растут ольха и береза обычно гнездами, реже одиночно; их стволы разновозрастные — от 12 до 45 лет, высотой 5—14 м, бонитет V, реже IV. В ольшатниках нижней полосы древостой в виде густых куртинных зарослей, высотой 3—7 м, бонитет V. К *Alnus incana* присоединяются *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *Acer laetum* C. A. Mey., *Tilia platyphyllos* Scop., *Cerasus avium*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus* L. Травяной покров развит хорошо, высокий, преобладают мезофиты, а из ценотических групп — лесные и лесолуговые виды, встречаются виды субальпийских лугов. В ложбинах и понижениях, где создаются условия избыточного увлажнения, в травяном покрове преобладают влаголюбивые виды высокотравья: *Heracleum asperum* Bieb., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Symphytum asperum*, *Impatiens noli-tangere* L., *Rumex conglomeratus* Murr., *Doronicum macrophyllum* Fisch., *Aconitum orientale* Mill., *A. pubiceps* (Rupr.) Trautv., *Solidago virgaurea*, *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm., *Senecio brachychaetus* DC., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Aquilegia olimpica* Boiss.

В видовом составе некоторых ассоциаций хорошо выражено ядро бореальных видов: *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia* L., *Circaea alpina* и даже *Rhodococcum vitis-idaea* L. Из видов субальпийских лугов наблюдаются *Astrantia maxima* Pall., *Betonica grandiflora* Willd., *Pyrethrum roseum* (Adam) M. B., *Carum carvi* L., *Anemone fasciculata* L. и др.

Обычны папоротники — *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, встречаются *Struthiopteris filicastrum* All., *Polystichum braunii* Fée.

В некоторых ассоциациях, особенно на границе с Внутригорным Дагестаном, хорошо выражен моховой покров, он представлен мезофитными видами: *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hdw.) Warnst., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *Mnium undulatum* (L.) Weis., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.

В зависимости от крутизны и экспозиции склона, высоты над уровнем моря, характера мезо- и микрорельефа, состава почв и степени увлажнения на верхней границе букового леса и выше выделяются различные группы ассоциаций ольховых и ольхово-березовых редколесий.

Среди ольховых редколесий выделены: 1) группа ассоциаций с преобладанием в травостое субальпийского мезофильного разнотравья; 2) группа ассоциаций со смешанным кустарниковым подлеском; 3) группа ассоциаций со смешанным древостоем и преобладанием в травостое лесных видов.

Среди ольхово-березовых редколесий выделены: 1) группа ассоциаций с доминированием в травостое папоротников; 2) группа ассоциаций с участием в кустарничковом и моховом покрове бореальных видов (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Rhytidiadelphus triquetrus*); 3) группа ассоциаций смешанных редколесий с разнообразным кустарниковым подлеском.

В Хивском районе описаны преимущественно ольховые, а в Кайтагском — ольхово-березовые редколесья.

Приводим краткое геоботаническое описание ольховых редколесий. Из группы ассоциаций с преобладанием в травостое субальпийского мезофильного разнотравья охарактеризуем две ассоциации.

Ассоциация **Alnus incana + Betula raddeana — herbae** (*Calamagrostis arundinacea*, *Betonica grandiflora*, *Trifolium ambiguum*).

Сообщества этой ассоциации приурочены к горным луговолесным почвам северных склонов. Описания произведены в 4—5 км на запад от сел. Гуми Табасаранского района, на высоте 1600 м над ур. м.

Лесообразующей породой является ольха серая 7—9 м высоты при диаметре 7—10 см. В виде примеси — *Betula raddeana*, *Tilia platyphyllos* Scop. Сомкнутость крон 0.5, бонитет V. Возобновление порослевое. Подлесок не выражен, единично *Rubus buschii.*

Травяной покров густой и высокий, покрытие 100%. В его составе виды субальпийских лугов, а также лесолуговые и лесные формы. В просветах и на полянах доминируют представители субальпийских лугов: *Calamagrostis arundinacea*, *Festuca pratensis* Huds., *Betonica grandiflora*, *Astrantia maxima*, *Anemone fasciculata*, *Trifolium ambiguum* Bieb., *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss., *Delphinium crispulum* Rupr., *Dianthus ruprechtii* Schischk., *Alchimilla* sp., *Pimpinella rhodantha* Boiss., *Rumex acetosa* L., *Ranunculus caucasicus* Bieb., *Potentilla recta* L., *Minuartia imbricata* (Bieb.) Woronow. В ложбинах с обильным увлажнением растут *Filipendula ulmaria*, *Symphytum asperum*, *Epilobium montanum* L., *Aconitum pubiceps*, *Impatiens noli-tangere*, *Valeriana tiliifolia*, *Ligularia sibirica*, *Aquilegia olympica*, *Geum urbanum* L., *Prunella vulgaris* L., *Geranium robertianum* L., *Oxalis acetosella*, *Lapsana intermedia* Bieb., *Geranium depilatum* (Somm. et Lev.) Grossh.

Ассоциация **Alnus incana + Betula litwinowii — herbae** (*Calamagrostis arundinacea*, *Alchimilla languida*, *Pyrethrum roseum*).

Сообщества ассоциации формируются в условиях обитания, аналогичных с вышеописанной ассоциацией, на высоте 1650 м над ур. м. Описания произведены в 1 км к юго-востоку от кутана окрестностей сел. Сикук Табасаранского района.

Древостой ольхи серой со значительной примесью *Betula litvinowii* и *B. raddeana* (703Б), 6—7 м высоты и 7—9 см в диаметре. Сомкнутость крон 0.5, бонитет V. Возобновление порослевое. К названным породам присоединяются еще *Sorbus aucuparia* и *Salix caprea*. Подлесок диффузный, из *Ribes biebersteinii*, *Rosa oxyodon*, *Rubus caucasicus* Focke.

Травяной покров густой, высокий, мезофильного облика. На лучше освещенных участках в травостое преобладают преимущественно виды субальпийских лугов — *Calamagrostis arundinacea*, *Alchimilla languida*, *Pyrethrum roseum*, *Carum caucasicum*, *Trifolium ambiguum*, *Astrantia maxima*, *Betonica grandiflora*, *Pimpinella rhodantha*, *Orchis triphylla* C. Koch, *Geranium depilatum*, *Aconitum orientale*, *Delphinium crispulum*, *Rumex acetosa*, *Asyneuma campanuloides* (Bieb.) Bornm., *Myosotis alpestris.* В понижениях и на более влажных участках произрастают *Symphytum asperum*, *Ligularia sibirica*, *Aquilegia olympica*, *Poa pratensis* L., *Prunella vulgaris*, *Valeriana tiliifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Epilobium algidum* L., *Solidago virgaurea* L., *Oxalis acetosella*, *Geum urbanum*, *Lapsana intermedia.*

Далее приводим описание двух ассоциаций со смешанным кустарниковым подлеском.

Ассоциация **Alnus incana + Betula raddeana — Rhododendron luteum — herbae** (*Lapsana intermedia*, *Lamium maculatum*, *Prunella vulgaris*). Описана в 3 км на запад от сел. Сикун Табасаранского района, на высоте 1400 м над ур. м.

Древостой образован ольхой серой, ее стволы 5—7 м высоты и 8—9 см в диаметре. Сомкнутость крон 0.6, бонитет V; возобновление порослевое. В качестве примеси — *Betula raddeana*, *Quercus macranthera*, *Tilia platyphyllos*, *Malus orientalis* Uglitzk., *Ulmus elliptica* C. Koch, *Cerasus avium.*

В составе подлеска — *Rhododendron luteum*, *Lonicera caucasica*, *Frangula alnus*, *Prunus divaricata* Ledeb., *Euonymus europaea* L., *Mespilus germanica* L., *Crataegus* sp., *Thelycrania australis*, *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Berberis vulgaris.*

Травяной покров выражен хорошо, покрытие 90%. На увлажненных понижениях — *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Prunella vulgaris*, *Lamium maculatum* L., *Rumex conglomeratus*, *Lathyrus pratensis* L., *Centaurea salicifolia* Bieb., *Calamintha clinopodium* Bnth., *Campanula stevenii* Bieb. На менее влажных и лучше освещенных участках растут *Achillea millefolium* L., *Lapsana intermedia*, *Pyrethrum roseum*, *Scabiosa* sp., *Vicia cracca* L., *Asperula humifusa* (Bieb.) Bess., *Sedum oppositifolium* Sims, *Linaria vulgaris* Mill., *Galium aparine* L., *Dianthus crinitus* Smith.

Ассоциация **Alnus incana — Rhododendron luteum — herbae** (*Geum urbanum*, *Prunella vulgaris*, *Lapsana intermedia*).

Пробная площадь описана на северо-восточном относительно сухом склоне горы в 4 км на запад от сел. Афна Табасаранского района, на высоте 1450 м над ур. м. Основу древостоя образует ольха серая, ее стволы достигают 6—8 м высоты и 7—9 см в диаметре. Сомкнутость крон 0.6, бонитет V. Возобновление порослевое. К ольхе примешиваются *Betula raddeana*, *Acer laetum*, *Ulmus elliptica*, *Malus orientalis*.

В кустарниковом ярусе — *Rhododendron luteum*, *Lonicera caucasica*, *Thelycrania australis*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*, *Prunus padus*, *Berberis vulgaris*. Травостой густой, покрытие 70—90%. Присутствуют *Geum urbanum*, *Prunella vulgaris*, *Lapsana intermedia*, *Achillea millefolium*, *Campanula stevenii*, *Polygonatum polyanthemum* (Bieb.) Dietr., *Rumex obtusifolius* L., *Verbascum polyphyllum* (C. A. Mey.) Grossh., *Sedum oppositifolium* Sims, *Scabiosa* sp., *Dianthus crinitus*.

Наконец, приводим краткое описание трех ассоциаций со смешанным древостоем.

Ассоциация **Alnus incana + Betula litwinowii — Dryopteris filix-mas.**

Формируется в отрицательных формах рельефа с избыточным увлажнением, на месте сведенных буковых лесов. Описания произведены в 4 км на запад от сел. Сикук Табасаранского района, на высоте 1400 м над ур. м. В составе древостоя доминирует ольха серая до 8—10 м высоты при диаметре 10 см. В качестве примеси наблюдаются *Betula litwinowii*, *Fagus orientalis*, *Acer laetum*, *Ulmus elliptica*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*. Подлесок диффузный, из *Rubus caucasicus*, *R. buschii*, *Ribes biebersteinii*, *Lonicera caucasica*, *Rosa oxyodon*, *Padus racemosa*.

Травяной покров густой, высокий, покрытие 80—90%, слагается растениями мезофильного облика. Доминирует *Dryopteris filix-mas*. К нему примешиваются (с отметкой обилия sp) *Filipendula ulmaria*, *Symphytum asperum*, *Petasites albus*, *Impatiens noli-tangere*, *Doronicum macrophyllum*, *Heracleum asperum*, *Anthriscus silvestris*, *Solidago virgaurea*, *Lamium album* L., *Polygonatum verticillatum* (L.) All., *Oxalis acetosella*, *Geranium robertianum*, *Circaea alpina*, *Asperula odorata*, *Lapsana intermedia*, *Geum urbanum*, *Lamium maculatum*, *Fragaria viridis* Duchartre, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Alchimilla* sp.

Моховой покров из дерновинок *Rhitidium rugosum*.

Ассоциация **Alnus incana — Pyrola rotundifolia.**

Описание сообществ этой ассоциации произведено на границе букового леса в окрестностях сел. Кирцик Кайтагского района, на высоте 1450 м. Почвы лугово-лесные, влажные. Древостой образует ольха серая. Ее стволы 8—12 м высоты и 10—14 см в диаметре, сомкнутость крон 0.6, бонитет IV. Возобновление порослевое. Из других древесных пород встречаются *Betula pendula*, *Sorbus aucuparia*, *Pyrus caucasica* Fed., *Carpinus caucasica*, *Salix caprea*, *Populus tremula* L. Подлесок не развит, представлен единичными экземплярами *Corylus avellana*, *Viburnum lantana* L., *Rhododendron luteum*.

Травяной покров густой, проективное покрытие 70—90%. Фон образует *Pyrola rotundifolia*, она покрывает почву на 50—60%. Из других видов растут *Poa nemoralis*, *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Aruncus vulgaris*, *Lysimachia vulgaris* L., *Asperula odorata*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis* L., *Primula macrocalyx* Bunge, *Calamintha clinopodium*, *Aster amelloides* Bess.

Ассоциация **Alnus incana + Betula pendula — Oxalis acetosella.**

Сообщества этой ассоциации встречаются на месте сведенных букняков и приурочены к бурым лесным почвам. Описание произведено в окрестностях сел. Сикук Табасаранского района. Древостой ольхи серой характеризуется гнездовым расположением. В гнездах находится по 5—11 стволов ольхи, стволы разновозрастные, 3—7 м высоты, сомкнутость крон 0.6—0.7, бонитет V. Среди кустов ольхи встречаются деревца *Fagus orientalis*, *Carpinus caucasica*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia.* В составе кустарников изредка *Euonymus verrucosa* Scop., *Lonicera caucasica*, *Rhododendron luteum*, *Rosa oxyodon.*

В травяном покрове доминирует *Oxalis acetosella.* Присутствуют *Dryopteris filix-mas*, *Impatiens noli-tangere*, *Asperula odorata*, *Symphytum asperum*, *Polygonatum polyanthemum*, *Salvia glutinosa* L., *Circaea lutetiana*, *Fragaria moschata* Duchartre, *Prunella vulgaris*, *Melica picta* C. Koch.

Приводим геоботаническое описание ольхово-березовых редколесий.

Из группы ассоциаций с доминированием в травяном покрове папоротников охарактеризуем две ассоциации.

Ассоциация **Betula pendula + Alnus incana — Struthiopteris filicastrum — Oxalis acetosella.**

Очень своеобразный ольхово-березовый фитоценоз с доминированием в травостое страусопера и кислички описан в окрестностях сел. Адаги Кайтагского района. Приурочен к влажным ложбинам и лощинам северных макросклонов, на высоте 1500—1600 м над ур. м. Почвы горнолуговые, торфянисто-болотные среднемощные. В древостое преобладает *Betula pendula*, ее стволы 17 м высоты и 17—20 см в диаметре, сомкнутость крон 0.7, бонитет III—IV. В виде примеси деревца *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia platyphyllos.* Подлесок не развит и представлен единичными экземплярами *Ribes biebersteinii*, *Salix caprea*, *Rhododendron luteum.*

Травяной покров мощный, покрытие 90—100%. В затененных понижениях преобладает *Struthiopteris filicastrum* с примесью *Dryopteris filix-mas.* Под папоротниками повсеместно встречается *Oxalis acetosella.* Вместе с ними — *Aruncus vulgaris*, *Impatiens noli-tangere*, *Valeriana tiliifolia*, *Circaea alpina*, *Asperula odorata*, *Prunella vulgaris*, *Geranium robertianum*, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Geum urbanum.*

В просветах на менее влажной почве—*Milium effusum*, *Alchimilla diversipes* Juz., *Primula macrocalyx*, *Linum hypericifolium* Salisb., *Allium victorialis* L., *Vicia balansae* Boiss., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Pimpinella rhodantha* Boiss., *Silene multifida* (Adam) Rohrb., *Sedum subulatum* (C. A. Mey.) Boiss.

Ассоциация **Betula litwinowii + Alnus incana — Struthiopteris filicastrum.**

Сообщества этой ассоциации описаны на северных склонах окрестностей сел. Тама Кайтагского района, на высоте 1600 м над ур. м. Лесообразующей породой является береза Литвинова, 10 м высоты при диаметре 10—12 см, сомкнутость крон 0.7, бонитет IV. В качестве примеси *Alnus incana*, стволы которой 10—12 м высоты и 12—14 см в диаметре. В кустарниковом ярусе — *Rhododendron luteum*, *Ribes bibersteinii*, *Rhamnus cathartica* L., *Euonymus europaea*, *Rubus caucasicus.*

В составе травостоя доминирует *Struthiopteris filicastrum.* Из других видов отмечены *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Bess., *Rubus saxatilis*, *Orchis purpurea* Huds., *Willemetia tuberosa* Fisch. et Mey., *Sedum pallidum* Bieb., *Galium aparine* L., *G. boreale* L., *Fragaria viridis*, *F. moschata*, *Solidago virgaurea*, *Anthriscus silvestris*, *Cerastium dahuricum* Fisch., *Cynanchum schmalhausenii* Kusn., *Polygala caucasica* Rupr., *Alchimilla* sp.

Из группы ассоциаций с выраженным кустарничковым и моховым покровом охарактеризуем две ассоциации.

Ассоциация **Betula litwinowii + Alnus incana — Rhodococcum vitis-idaea — Rhytidiadelphus triquetrus.**

Описание произведено на северном склоне крутизной 25° в окрестностях кутана Тиберчи Кайтагского района, на высоте 1700—1800 м над ур. м. Почвы горнолуговые дерновые, щебенчатые, среднемощные, на элювии—делювии глинистых сланцев.

Древостои из березы Литвинова с примесью *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*. Насаждения характеризуются гнездовым расположением стволов. В гнездах 7—9 стволов березы, 4—5 м высоты и 5—6 см в диаметре. Сомкнутость крон 0.5—0.6, бонитет V. Подлесок не развит, представлен единичными экземплярами *Ribes biebersteinii*, *Grossularia reticulata* (L.) Mill., *Lonicera caucasica*, *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. В кустарничковом покрове преобладает *Rhodococcum vitis-idaea.*

Травостой густой, покрытие 80—90%. В составе его *Aruncus vulgaris*, *Festuca montana* Bieb., *Chamaenerium angustifolium*, *Senecio lapsanoides* DC., *Carex silvatica* Huds., *Fragaria vesca* L., *Rubus saxatilis*, *Polygonatum verticillatum.* Из папоротников встречаются *Struthiopteris filicastrum* и *Dryopteris filix-mas.* Вместе с плотной дерниной мха из *Rhytidiadelphus triquetrus* растет уже упомянутая брусника, а также *Pyrola rotundifolia*, *Luzula forsteri* (Smith) DC., *Alchimilla* sp., *Circaea alpina*, *Thalictrum foetidum* L.

Сходная ассоциация описана в окрестностях сел. Синаки. В ее травяном покрове помимо названных в предыдущей ассоциации лесных элементов видное место занимают виды субальпийского разнотравья: *Astrantia biebersteinii*, *Scabiosa caucasica* Bieb., *Trifolium canescens* Willd., *Polygonum carneum* C. Koch, *Veratrum lobelianum* Bernh., *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr., *Dipsacus lacinatus* L., *Inula orientalis* Lam., *Centaurea fischeri* Willd.

Ассоциация **Pinus sosnowskyi+Alnus incana+Betula litwinowii — Rhodococcum vitis-idaea — Rhytidiadelphus triquetrus.**

Сообщества ассоциации описаны в 8 км на юг от сел. Тама Кайтагского района (на границе с Дахадаевским районом), на высоте 1800—2100 м над ур. м. Приурочены к горнолуговым щебенчатым почвам северных склонов крутизной 60—70°.

Основу древостоя первого яруса образует сосна Сосновского, стволы которой 15—17 м высоты, при диаметре 12—20 см с сомкнутостью крон 0.4. Сосна обильно плодоносит, наблюдается семенное возобновление. Во втором ярусе преобладают березы порослевого происхождения с гнездовым расположением стволов, достигающих 3—4 м высоты. В незначительной примеси деревца *Alnus incana* 10—12 м высоты при диаметре 12—15 см, *Sorbus aucuparia* 7—9 м высоты и 10 см в диаметре и *Salix caprea.* В подлеске редкие экземпляры *Rosa spinosissima* L. В кустарничковом покрове доминирует *Rhodococcum vitis-idaea.*

В составе травяного яруса преобладает *Sedum oppositifolium*, встречаются *Antennaria dioica.* (L.) Gaertn., *Hieracium* sp., *Thalictrum foetidum*, *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop., *Senecio lapsanoides*, *S. jacquinianus* Reichb., *Campanula rapunculoides* L., *Valeriana tiliifolia*, *Solidago virgaurea*, *Aruncus vulgaris*, *Athyrium filix-femina*, а также виды, свойственные субальпийским лугам: *Pyrethrum roseum*, *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Betonica grandiflora*, *Geranium depilatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Trifolium pratense* L., *Dipsacus laciniatus* L., *Pimpinella rhodantha*, *Alchemilla* sp. В хорошо выраженном моховом покрове доминирует *Rhytidiadelphus triquetrus*, встречаются *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Mnium undulatum.*

В заключение приводим описание одной ассоциации из группы смешанных редколесий с разнообразным кустарниковым подлеском.

Ассоциация **Tilia platyphyllos+Alnus incana+Betula litwinowii — Euonymus europaea — herbae.**

Описана на северо-западном склоне в 2 км к юго-западу от сел. Тиберчи Кайтагского района. Почвы луговолесные, дерновые. В древостое преобладает липа широколистная 7—10 м высоты и 6—12 см в диаметре, со значительной примесью ольхи серой, березы Литвинова и дуба восточного (6 Л2Ол1Б1Д). В качестве незначительной примеси встречаются *Pinus sos-*

nowskyi (два дерева), *Carpinus caucasica* (одно дерево), *Malus orientalis* (одно деревцо), *Sorbus aucuparia*, *Cerasus avium*, *Salix caprea* (по одному дереву). Подлесок представлен разнообразными кустарниками с сомкнутостью полога 0.3. Доминирует *Euonymus europaea*. Отмечены также *Rhododendron luteum*, *Ribes biebersteinii*, *Rubus buschii*, *Lonicera xylosteum*, *Grossularia reticulata*, *Padus racemosa*, *Dasiphora fruticosa*.

Травяной покров развит хорошо, покрытие достигает 70—90%. В его составе *Chamaenerium angustifolium*, *Lysimachia vulgaris*, *Aruncus vulgaris*, *Centaurea salicifolia*, *Galega orientalis* Lam., *Anthriscus silvestris*, *Silene multifida* (Adam) Rohrb., *Thalictrum simplex* L., *Geranium robertianum*, *Galium aparine*, *Origanum vulgare* L., *Salvia glutinosa*, *Agrimonia eupatoria* L., *Allium victorialis*, *Vicia cracca*, *Bupleurum polyphyllum* Ledeb., *Carum carvi* L.

На каменистых выходах растут *Sempervivum caucasicum* Rupr. ex Boiss., *Sedum caucasicum* (Grossh.) Boriss., *S. oppositifolium*, *Asplenium trichomanes*. Зеленые мхи местами образуют куртины; представлены *Pleurozium schreberi*, *Mnium undulatum*. Вместе с ним растет *Selaginella helvetica*.

Таким образом, установлены закономерности в распределении ольшатников на территории Дагестана. На низменности по берегам рек и ручьев формируются пионерные ольшатники, образованные *Alnus barbata*, реже *A. incana*. Особенностью их является обилие лиан. В прирусловой части рек Внешнегорного Дагестана формируются сероольховые и черноольховые участки леса. Сероольшатники встречаются местами и в Высокогорном Дагестане. Ольшатники Внешнегорного и Высокогорного Дагестана по своему составу и структуре отличаются от ольшатников низменного Дагестана.

Наконец, на верхней границе лесной растительности Внешнегорного Дагестана встречаются отдельными рощами субальпийские ольховые и ольхово-березовые редколесья, перемежающиеся с парковыми дубняками, березняками и субальпийскими лугами.

Ольховые и ольхово-березовые редколесья приурочены к наиболее пониженным и увлажненным участкам. В их травяном покрове преобладают мезофиты, а из ценотических групп — лесные и лесолуговые виды. Травяной покров богат видами; каждая ассоциация насчитывает 30—40 видов.

Во флористическом составе некоторых ассоциаций ольхово-березовых редколесий хорошо выражено ядро бореальных видов (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Pyrola rotundifolia*, *Antennaria dioica*, *Circaea alpina*, *Struthiopteris filicastrum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), не встречающихся в разнотравных парковых дубняках и березняках.

Наличие в древостое некоторых ассоциаций сосны, а в кустарничково-травяном и напочвенном моховом покрове таежных видов указывает на производный характер ольхово-березовых редколесий, на сукцессии, происходящие в результате деятельности человека.

Судя по литературным данным, субальпийские ольховые и ольхово-березовые редколесья выявлены пока лишь на территории Внешнегорного Дагестана.

Субальпийские ольховые и ольхово-березовые редколесья на верхней границе леса имеют важное почвозащитное, водоохранное и некоторое эксплуатационное значение. Они представляют определенный интерес и с научной точки зрения. Важно сохранить уцелевшие ольшатники от бессистемных рубок, выпаса скота, пожаров и принять меры к их расширению.

ЛИТЕРАТУРА

Абачев К. Ю. (1968). К характеристике березовых лесов юго-восточного Дагестана. В сб. научн. сообщ. (по естеств. и технич. наукам), 2. — Абачев К. Ю. (1972). Буковые леса южного Дагестана. В сб. научн. сообщений Дагест. отд. ВБО,

3. — Гроссгейм А. А. (1948). Растительный покров Кавказа. — Гурлев И. А. (1969). Вертикальная зональность Горного Дагестана. Автореф. дисс. — Гюль К. К., С. В. Власова, И. М. Кисин и А. А. Тертеров. (1959). Физическая география Дагестанской АССР. — Добрынин Б. Ф. (1948). Физическая география СССР. — Львов П. Л. (1961). Краткий очерк лесной растительности дельты р. Самур. Бот. ж., 46, 1. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1965). Равнинные леса Хасавюртовского района Дагестанской АССР. Бот. ж., 50, 2. — Львов П. Л. (1966). Закономерности распространения лесов Дагестана и их классификация. Бот. ж., 51, 3. — Львов П. Л. (1969а). Арчевые редколесья Дагестана. Бот. ж., 54, 9. — Львов П. Л. (1969б). Ольшатники предгорного Дагестана. Тр. Дагест. пед. инст., 4. — Львов П. Л. (1970). К распространению буковых лесов в Дагестане. Бот. ж., 55, 9. — Львов П. Л. (1971). Региональные особенности дубовых редколесий *Quercus macranthera* в Дагестане. Бот. ж., 56, 5. — Львов П. Л. (1973). Березняки Внешнегорного Дагестана. Бот. ж., 58, 1. — Посохов П. П. (1969). Классификация лесорастительных условий южной части предгорного Дагестана. Изв. высш. учебн. завед. Лесн. ж., 4. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Прилипко Л. И. (1961). *Alnus* — ольха. Дендрофлора Кавказа, II. — Соловьева П. П. (1965). Леса низменного Дагестана и их хозяйственное значение. В сб.: Ботаника, физиология растений и растениеводство. — Соловьева П. П. (1969). Ольховые леса дельты реки Самур Дагестанской АССР. В сб. научн. сообщ. Дагест. отд. ВБО. — Шифферс Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.

Дагестанский государственный университет, г. Махачкала.

Получено 29 IX 1972.

УДК 551.482.2 : 634.948 (571.66)

Ю. И. Манько

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ДИНАМИКИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАМЧАТКИ ПОД ВЛИЯНИЕМ СУХИХ РЕЧЕК

YU. I. MANKO. SOME FEATURES OF THE FOREST VEGETATION DYNAMICS UNDER THE INFLUENCE OF DRY RIVERS IN KAMCHATKA

Рассматривается воздействие на лесную растительность одной из сухих речек вулкана Шевелуч (Камчатка). Отмечается различная степень устойчивости древесных пород к погребению оснований стволов наносами пирокластического материала, откладываемого сухой речкой. Описываются основные этапы динамики лесной растительности под ее воздействием. Обращается внимание на роль сухих речек в размещении лесов с преобладанием аянской ели.

В молодых вулканических областях одним из этапов выработки гидрографической сети является деятельность так называемых сухих речек. Они начинаются в верхней полосе высоких горных сооружений и отличаются непостоянством гидрологического режима, что связано с питанием их за счет ледников, снежников и атмосферных осадков. Русла этих речек большую часть года не имеют воды. По этой причине их и называют сухими (Меняйлов, 1955; Краевая, 1964; Мелекесцев, 1967; Мелекесцев и др., 1970).

Сухими речками производится огромная эрозионно-аккумулятивная работа. Эрозионная деятельность свойственна их верхним и средним частям; она проходит со значительной скоростью (Былинкина, 1954; Краевая, 1964; Мелекесцев, 1967). Результатом деятельности сухих речек является перемещение огромного количества пирокластического материала.

По мнению С. В. Зонна и др. (1963), правобережье реки Камчатки в значительной степени сложено рыхлым материалом вулканического происхождения, переотложенным сухими речками. Водотокам типа сухих речек В. Н. Олюнин (1963) отводит большую роль в формировании

Центральной Камчатской депрессии. По исследованиям И. В. Мелекесцева и др. (1970), основные массивы аккумулятивных равнин у подножий Ключевской и Авачинской групп вулканов созданы работой текущих вод (в том числе и сухими речками).

Воздействие сухих речек на лесную растительность Камчатки отмечалось рядом авторов (Биркенгоф, 1938; Комаров, 1950; Былинкина, 1954; Взнуздаев, Карпачевский, 1960; Стефин, 1960; Кабанов, 1964). Нам удалось собрать некоторые материалы по этому вопросу, работая в 1972 г. у юго-западного подножия вулкана Шевелуч вдоль сухой речки Каменская.

Склоны вулкана, в которых промыта долина речки, сложены древними флювиогляциальными отложениями (Меняйлов, 1955). В прошлом речка начиналась на высоте более 2400 м над ур. м. и долина ее тянулась в юго-юго-западном направлении, а затем поворачивала на юго-запад. В результате гигантского извержения вулкана Шевелуч 12 ноября 1964 г. верхняя часть долины на значительном протяжении была погребена пирокластическим покровом, который на отдельных участках спустился на 5—6 км ниже верхней границы леса (Пийп, Мархинин, 1965; Мархинин, 1967). В верхнем течении сухой речки Каменской пирокластический покров вклинился в лес на несколько меньшую глубину — по схеме Б. И. Пийпа и Е. К. Мархинина (1965) примерно на 3—3.5 км. Согласно барометрическому нивелированию, пирокластический покров снизил верхнюю границу леса до 420 м, а на ряде участков до 500 м над ур. м.[1]

В результате поступления огромного количества нового пирокластического материала нарушилась сложившаяся система стока и резко изменилась деятельность сухой речки Каменской. Верхняя часть бывшей главной долины оказалась погребенной до высоты 420 м над ур. м. В настоящее время начал интенсивнее действовать правый приток, активно формирующий долину в рыхлом свежеотложенном материале и одновременно расширяющий отрезок старой долины, который проходит по заросшей лесом территории. Следствием нарушения сложившейся системы стока следует считать усиление эрозионной деятельности на покрытой лесом территории, прилегающей к границе пирокластического покрова. Здесь отмечается движение воды по заросшим стоковым ложбинам, сопровождающееся расширением и углублением долин и, как следствие этого, вывалом подмытых деревьев.

До абсолютной высоты 200—220 м речка имеет хорошо врезанную долину (рис. 1). Ниже этой высотной отметки на местности со средним уклоном менее 2° долина плохо выражена и сильно расширяется, образуя поле песчано-галечниковых отложений,[2] в пределах которого происходит постоянное перемещение водотока. Ниже этого поля сухая речка Каменская не действует — она теряется в наносах.

Питание сухой речки Каменской осуществляется за счет таяния снежников и атмосферных осадков. Максимальный сток ее приходится на начало весенне-летнего периода, когда идет интенсивное снеготаяние в верхней полосе гор. Он сопровождается сильным размыванием рыхлого вулканического материала, в результате чего водный поток оказывается насыщенным взвешенными частицами; кроме того, этим потоком переносится большое количество разной величины обломков горных пород. По степени насыщенности потока взвешенными частицами его можно условно называть водно-грязевым.

---

[1] Верхняя граница прямоствольной древесной растительности до извержения Шевелуча 12 XI 1964 проходила в среднем на высоте 700 м над ур. м. (Меняйлов, 1955). По Н. Г. Васильеву и К. Д. Степановой (1971), каменноберезовые леса поднимались до 800—900 м абсолютной высоты.

[2] И. В. Мелекесцев и др. (1970) называют такой участок долины субаэральной дельтой. Т. С. Краевая (1964) использует термины «сухая дельта» и «континентальная дельта».

В верхней части реки для потока характерна высокая скорость, значительно ослабевающая на равнине. При движении потока происходит систематическое увеличение количества переносимого твердого материала за счет разрушения долины. Кроме того, возрастание «концентрации» взвешенных частиц в потоке связано с постоянно идущей фильтрацией воды сквозь рыхлый вулканический материал, по которому проходит ложе сухой речки. Интенсивность фильтрации воды в нижележащие слои возрастает по мере падения скорости потока. Это приводит к отложению наиболее крупного и тяжелого материала в русле речки. Седиментация тонкозернистого песка и илистых фракций происходит



Рис. 1. Долина сухой речки Каменской в ее верхней части.

в конечных частях водного потока. Здесь же оседают и более крупные легкие фракции, которые представлены окатанной пемзой. Образование илистой пленки и заиливание отложений значительно снижают их фильтрующую способность. Отложениям свойственна слоистость, причем сверху обычно находится мелкая окатанная пемза, залегающая на илистой прослойке.

Интенсивное отложение наносов приводит к поднятию русла, что сопровождается растеканием водно-грязевого потока по площади и образованием новых русел. Таким образом возникает поле песчано-галечниковых отложений, по которому происходит постоянное перемещение водотока. В пределах такого поля в нижней части речки Каменской водно-грязевой поток изменяет свое направление и прокладывает новые русла, часть которых проходит по территории, покрытой лесом. Это приводит к механическому повреждению деревьев, оказавшихся в ложе водотока. Водно-грязевые потоки, проходящие по залесенным участкам, имеют слабо врезанное русло и во многих местах растекаются по площади,

чему способствует не только отложение наносов, но и выраженный микрорельеф, наличие древостоя, подлеска и валежа. В пределах лесной территории, расположенной юго-западнее и западнее песчано-галечникового поля, в настоящее время действует несколько русел, которые проложены в ивово-тополево-ольховых молодняках, березово-лиственничных, еловолиственничных и еловых древостоях. Таким образом, под воздействием сухой речки оказываются новые площади, на которых происходит отложение наносов. Количество отлагаемого материала, его состав, сложение и распределение по площади зависят от мощности потока, имеющего суточную и сезонную динамику и меняющегося в разные годы. Следовательно, и степень воздействия сухой речки на растительность неодинакова в отдельные годы; это связано с целым комплексом факторов (мощность снегового покрова в верхней полосе гор, погода в весенне-летний период, извержение вулканов и т. д.).

На участках, где действует сухая речка, в насаждениях отсутствуют моховой и кустарничково - травяной ярусы, которые погребены под бесструктурными пылевато-песчаными (иногда грубозернистыми) наносами, содержащими также разной величины окатанную пемзу. Отлагаемые наносы приводят к почти полной гибели кустарников.

Воздействие сухой речки на древесную растительность зависит от состава древостоев, мощности наносов и времени их отложения. В пределах песчано-галечникового поля, где происходит систематическое отложение наносов, древесная растительность отсутствует. Лишь по окраинам поля встречаются единичные экземпляры ольховника *Alnus kamtschatica*, тополя *Populus suaveolens*, ольхи *Alnus hirsuta* и ивы *Salix sachalinensis*.[1] Последние три породы наиболее устойчивы к погребению оснований стволов наносами благодаря способности образовывать придаточную корневую систему. Это очень хорошо видно, когда ранее покрытая наносами нижняя часть этих стволов обнажается при промывании новых русел (рис. 2, 3 и 4). Для тополя характерно укоренение по-



Рис. 2. Придаточные корни на стволе ивы *Salix sachalinensis* на высоте 70 см от поверхности почвы.

[1] Названия деревьев и кустарников приводятся по Д. П. Воробьеву (1968).

гребенных ветвей. По окраинам песчано-галечникового поля встречаются единичные экземпляры тополя с отмершей верхней частью ствола, но с сохраняющими жизнедеятельность нижними ветвями; основания их стволов покрыты наносами пирокластического материала значительной мощности.

Ивово-тополево-ольховые молодняки способны выносить на протяжении ряда лет подтопление водно-грязевыми потоками, которые не откладывают наносов большой мощности; образование глубоких наносов приводит к усыханию значительной части деревьев. Ель *Picea ajanensis* и лиственница *Larix kurilensis* гибнут одними из первых среди древесных пород при замывании оснований стволов наносами. Так, экземпляры ели толщиной от 4 до 55 см на высоте груди, основания которых были покрыты свежими отложениями 1971—1972 гг. на глубину 0.5—0.7 м, имели в конце июня 1972 г. побуревшую хвою (особенно в южной части кроны); на части деревьев хвоя осыпалась. На этом же участке произошло усыхание и лиственниц разной толщины. Ослаблению и гибели ели и лиственницы способствовало то обстоятельство, что замывание оснований стволов произошло в начале вегетационного периода, когда мерзлота не опустилась еще ниже корнеобитаемого слоя. Подтверждением этому служат сделанные прикопки. На одной из пробных площадей, заложенной в конце июня в ельнике мелкотравно-зеленомошном, сезонная мерзлота была представлена линзами, которые располагались на глубине 31—41.5, 52—78 и 108—117 см; основная масса корней ели размещалась в слое до глубины 25 см. На участке ельника, расположенного по соседству с пробной площадью и погребенного переотложенным материалом на глубину 60—70 см, мерзлота начиналась на глубине 60—65 см. Следовательно, корневая система замытых деревьев размещалась в мерзлом слое, что привело к их усыханию.



Рис. 3. Придаточные корни на стволе тополя *Populus suaveolens* на высоте 79 см от поверхности почвы.

Береза *Betula tauschii* также гибнет при замывании оснований стволов. На протяжении вегетационного периода у отдельных экземпляров ее продолжалась жизнедеятельность, но они имели слабо облиственную крону.

Основной причиной гибели деревьев следует считать резкое ухудшение условий деятельности корневых систем, вызванное значительным недостатком кислорода в наносах (Взнуздаев, Карпачевский, 1960); попытка объяснить отмирание деревьев токсичностью наносов (Стефин, 1960) нуждается в доказательствах.

В пределах зоны действия сухой речки Каменской усыхание древостоев происходит не повсеместно, что связано с особенностями размещения наносов по площади. Усохшие древостои, вытянутые полосами раз-

ной ширины вдоль русел сухой речки, чередуются с живыми. Аналогичное явление наблюдалось нами и в нижней части р. Байдарная. Участки, на которых прекращается систематическое отложение наносов в связи с перемещением русла водотока, начинают снова зарастать древесной растительностью. Для начальных этапов этого процесса характерно появление ольхи волосистой, тополя, ивы, березы, ольховника и лиственницы. Под их пологом, спустя некоторое время, нередко селится ель аянская.



Рис. 4. Тополь *Populus suaveolens*, основание ствола которого погребено наносами сухой речки до высоты около 1 м. Образовал придаточные корни, но суховершинит.

Для примера приведем описание лиственного древостоя с преобладанием ольхи волосистой и участием рябины *Sorbus kamtschatcensis*, берез — *Betula ermanii* и *B. tauschii*, ивы и лиственницы; этот древостой возник на свежих отложениях сухой речки. Средняя высота древостоя 11.5 м, средний диаметр деревьев 11 см, сомкнутость 0.8—09. Ель аянская в количестве до 100 экземпляров на 1 га встречается единично, реже рассеянными группками. Изучение модельных деревьев свидетельствует о том, что поселение древесных пород на участке осуществлялось в течение 20 лет: возраст наиболее старых экземпляров ольхи 64 года, наиболее молодых — 44 года. Одной из последних на участке селилась ель, наиболее крупные экземпляры которой плодоносили в 1971 г. Поселение ели продолжается и сейчас, однако темпы этого процесса очень замедлены вследствие наличия хорошо развитого кустарничково-травяного яруса с преобладанием *Calamagrostis langsdorffii*. По этой причине единичный мелкий подрост ели встречается около крупных ее экземпляров.

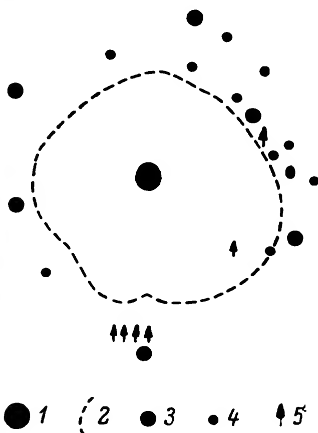


Рис. 5. «Кольцевое» расселение ели *Picea ajanensis* (пробная площадь 6).

Ель: *1* — диаметр на высоте груди 48 см, возраст около 200 лет; *2* — граница проекции ее кроны; *3* — диаметр от 10 до 24 см, возраст 70—115 лет; *4* — диаметр менее 10 см, возраст 25—115 лет; *5* — подрост. Масштаб 1 : 100.

Описанный древостой можно рассматривать как одно из начальных звеньев развития ельника на отложениях сухой речки. По соседству с ним расположены ольховники с хорошо выраженным подъярусом из ели аянской, возникшие на месте усохшего в прошлом елово-листвен-

ничного древостоя, остатки которого сохранились в виде крупных сухостойных стволов. Однако развитие этого древостоя было прервано вновь начавшей действовать на этом участке сухой речкой, в результате чего он усох.

Заложенные пробные площади в ельниках, произрастающих на равнине между сухими речками Каменская и Байдарная, позволяют сделать заключение, что все обследованные древостои растут на пирокластическом материале, в разное время переотложенном сухими речками. Окатанная пемза и иловатые прослойки, характерные для современных отложений этих речек, встречены в почвенном профиле всех пробных площадей на глубине от 21 до 50 см. Однако почвенные профили отличались друг от друга разным количеством прослоек аэральных пеплов. Это позволяет предположить, что некоторые участки на первых этапах зарастания древесной растительностью подвергались воздействию сухой речки. Косвенным подтверждением этому может служить и возрастная структура елового древостоя. Так, на пробной площади 6, где отложения сухой речки находятся наиболее близко к поверхности почвы (21 см), а в верхней части почвенного профиля насчитывается наименьшее количество пепловых прослоек, ель представлена двумя поколениями. Старшее, к которому относятся наиболее крупные стволы, имело возраст 200 лет; более молодое, образующее совместно с лиственницей основной полог, — 80—115 лет. Сохранению на участке старых стволов, видимо, способствовал хорошо выраженный микрорельеф: ели, произраставшие на повышениях, избежали губительного воздействия наносов. После прекращения подтопления участка водно-грязевыми потоками эти ели послужили источниками обсеменения прилегающей территории.

По-видимому, в ряде случаев ель селилась на участках с хорошо развитым подлеском и кустарничково-травяным ярусом, о чем свидетельствует «кольцевое» расположение ее более молодых экземпляров вокруг старых стволов (рис. 5). Аналогичное явление, но выраженное более ярко, нами наблюдалось у северо-западного подножия вулкана Кизимен, где происходит расселение ели среди травяно-кустарниковых лиственнично-березовых редин, подтапливаемых небольшой сухой речкой. Водотоки выносят здесь песчаный материал, но отложения его маломощны и не приводят к гибели растительности.

Таким образом, в динамике лесной растительности под воздействием сухой речки Каменской в общем виде можно выделить такие этапы: 1) полная или частичная гибель древостоев, погребенных наносами; 2) поселение кустарников и лиственных пород на площадях, где прекращается систематическое отложение наносов; 3) поселение ели под пологом лиственных пород; 4) формирование ельника. В целом формирование древостоев с преобладанием ели аянской продолжается 150—200 лет, а в ряде случаев около 250 лет. Но это не единственная линия развития лесной растительности. Одним из конечных этапов восстановления растительности часто является лиственничный лес, а в ряде случаев березово-лиственничные редины.

Воздействие сухой речки на лесную растительность не исчерпывается затоплением лесных участков водно-грязевыми потоками и отложением перемещенного пирокластического материала. Сухие речки играют важную роль в обеспечении влагой прилегающих территорий благодаря внутрипочвенному переносу воды, на что обратили внимание Н. А. Взнуздаев и Л. О. Карпачевский (1960). Поэтому формирование группировок различного состава на переотложенном вулканическом материале обусловлено не только обеспеченностью площади семенами тех или других древесных пород, но и прежде всего степенью увлажнения за счет внутрипочвенного подтока вод. Например, своеобразные травяно-кустарниковые группировки с рединой березы и лиственницы характерны для участков, переувлажняемых в начале весенне-летнего периода.

По степени воздействия сухих речек на растительность юго-западного подножия вулкана Шевелуч можно выделить три полосы. В верхней полосе сухие речки текут в хорошо врезанной долине, и воздействие их на растительность ограничивается в основном дренированием и увлажнением (за счет внутрипочвенного стока) местообитаний в весенне-летний период. Новые площади для поселения растительности появляются в ограниченных масштабах при перемещении водотока в пределах долины и некоторого расширения последней.

Для этой полосы характерны каменноберезники, ельники и лиственничники. До извержения Шевелуча в 1964 г. были хорошо выражены заросли ольховника и кедрового стланика. В настоящее время вся территория выше верхней границы леса перекрыта пирокластическим покровом, который подвергается интенсивному выветриванию. Поселение лесной растительности на пирокластическом покрове происходит в полосе, прилегающей к верхней границе леса. Господствует ольховник, густо покрывающий площадь на расстоянии 300—400 м от кромки леса, встречается подрост каменной березы, реже лиственницы и ели.

В средней полосе, приуроченной к равнинной части, речки имеют слабоврезанную долину и растекаются по площади. Здесь происходит наиболее активное воздействие сухих речек на растительность, в связи с чем постоянно наблюдается гибель одних и возникновение других биогеоценозов. В этой полосе преобладают лиственные и лиственничные леса; ельники встречаются отдельными участками на площадях, давно не подвергавшихся затоплению водно-грязевыми потоками.

В нижней полосе долины сухих речек не выражены. Водно-грязевые потоки проникают сюда лишь в отдельные годы, катастрофические по масштабам деятельности сухих речек. Местность переувлажняется в весенне-летний период за счет внутрипочвенного перемещения влаги. Характерно наличие заболоченных участков. Растительность представлена травяно-кустарниковыми группировками, ольховыми и лиственничными лесами.

Динамика растительности, обусловленная прямым воздействием сухих речек, берущих начало на других горных сооружениях, имеет много общего с описанной нами; но ей свойственна и своя специфика, связанная с масштабами деятельности этих речек, а также с видовым составом растительности на прилегающей территории. Например, А. А. Былинкиной и Н. Е. Кабановым приводятся различные стадии зарастания песчаных отложений сухих речек Ключевской сопки — от поселения отдельных видов до образования густых березняков с богатым подлеском (Былинкина, 1954) или лиственничников (Кабанов, 1964). Д. Ф. Ефремовым (1971) и некоторыми другими авторами отмечается формирование лишайниковых лиственничников на песчаных отложениях сухих речек.

Помимо прямого воздействия на растительность сухие речки оказывают и косвенное. Оно связано с образованием площадей, сложенных рыхлым перемещенным материалом и лишенных растительности. На таких площадях начинает действовать ветровая эрозия, масштабы которой зависят от их размеров и отложенного материала. На песчано-галечниковом поле сухой речки Каменской ветровая эрозия проявляется в незначительной степени и существенного влияния на растительность, по-видимому, не оказывает. Однако на обширных песчаных отложениях р. Сопочной («пески Киргурич» — см. Былинкина, 1954) и на Пахчинских песках в районе пос. Козыревска ветровая эрозия выражена очень ярко. Так, на Пахчинских песках происходит образование типичных эоловых форм — дюн высотой до 10 м. Передвигающиеся пески засыпают здесь участки растущего леса (рис. 6), после чего он в течение 2—3 лет погибает; продвижение песчаных валов в сторону леса в 1969 г. составило 37 см, в 1970 г. — 18 см (Гавва, 1972).

Приведенные нами и другими авторами сведения убеждают в том, что сухие речки Камчатки оказывают очень большое влияние на формирование и динамику растительного покрова. Масштабы современного

воздействия их на растительность зависят от высоты горных сооружений, количества рыхлого материала на горных склонах и скорости его пополнения. Наиболее активной деятельностью отличаются речки, приуроченные к действующим вулканам. Если рассматривать деятельность сухих речек на более древних территориях (например, на Никольском хребте), то ее можно оценить как угасающую.

Изучение современной динамики растительного покрова позволяет в какой-то мере понять процессы формирования растительности на более



Рис. 6. Погребение древостоев песками, переносимыми ветром из отложений сухих речек. Пахчинские пески, 1969 г.

древних территориях под воздействием сухих речек. Так, в пределах современного ареала ели аянской наиболее значительные площади с ее преобладанием характерны для территорий, на которых деятельность сухих речек угасает или практически прекратилась (Никольский хребет, восточные склоны Козыревского хребта в пределах бассейна р. Козыревки). В районах активной деятельности сухих речек (вулкан Шивелуч, юго-западные склоны Ключевской группы вулканов) ельники занимают ограниченную площадь и размещены преимущественно на участках, менее подверженных прямому воздействию этих речек. Мы далеки от мысли связывать размещение аянских еловых лесов только с деятельностью сухих речек, однако и она сыграла в этом процессе определенную роль. В заключение следует подчеркнуть недостаточную изученность

современной деятельности сухих речек. Особенно это касается их суточной, сезонной и погодичной ритмики. Изучение этих вопросов важно не только с научной точки зрения (для географии, геоморфологии, геоботаники, лесоведения и других наук), но и с хозяйственной (прокладка дорог и коммуникаций связи, строительство, сельскохозяйственное и лесохозяйственное освоение территории).

ЛИТЕРАТУРА

Биркенгоф А. Л. (1938). Леса центральной части полуострова Камчатки. СОПС, сер. Камчатская, 6. — Былинкина А. А. (1954). К исследованию сухих речек Ключевского вулкана. Тр. лабор. вулканолог. АН СССР, 8. — Васильев Н. Г., К. Д. Степанова. (1971). Высотная поясность растительности вулкана Шивелуч. В сб.: Биол. ресурсы суши Севера Дальн. Востока, 1. — Взнуздаев Н. А., Л. О. Карпачевский. (1960). «Сухие» речки Камчатки. Природа, 5. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Гавва О. И. (1972). Развитие эрозии на Камчатке. В сб.: Камчатская лесная опытная станция — производству. — Ефремов Д. Ф. (1971). Таблицы для определения типов лиственничников центральной части полуострова Камчатки. — Зонн С. В., Л. О. Карпачевский, В. В. Стефин. (1963). Лесные почвы Камчатки. — Кабанов Н. Е. (1964). Зарастание песков «сухих» речек в Центральной Камчатке. Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 12, 3. — Комаров В. Л. (1950). Путешествие по Камчатке. Избр. соч., VI. — Краевая Т. С. (1964). Сухие реки Ключевской и Авачинской групп вулканов. Вопросы географ. Камчатки, 2. — Мархинин Е. К. (1967). Одно из крупнейших исторических извержений на Камчатке. Вопросы географ. Камчатки, 5. — Мелекесцев И. В. (1967). Особенности некоторых рельефообразующих процессов молодых вулканических районов. Вопросы географ. Камчатки, 5. — Мелекесцев И. В., Т. С. Краевая, О. А. Брайцева. (1970). Рельеф и отложения молодых вулканических районов Камчатки. — Меняйлов А. А. (1955). Вулкан Шевелуч — его геологическое строение, состав и извержения. Тр. лабор. вулканолог. АН СССР, 9. — Олюнин В. Н. (1963). Некоторые вопросы геоморфологии Камчатки, связанные с геоморфологическим районированием. В сб.: Природные условия и районирование Камчатской области. — Пийп Б. И., Е. К. Мархинин. (1965). Гигантское извержение вулкана Шевелуч 12 ноября 1964 г. Бюлл. вулканолог. станций, 39. — Стефин В. В. (1960). К вопросу о влиянии вулканических отложений на лесную растительность в центральной части долины р. Камчатки. ДАН СССР, 133, 4.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
Владивосток.

Получено 20 II 1973.

УДК 581.9 : 668.445.44 (210.5 : 265.53)

Ю. И. Манько и В. П. Ворошилов

НОВЫЕ НАХОДКИ СОСНЫ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА ОХОТСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ

YU. I. MANKO AND V. P. VOROSHILOV. NEW FINDS OF *PINUS SYLVESTRIS* FROM THE OKHOTSK SEA COAST

К настоящему времени сложилось мнение, что сосна обыкновенная на Дальнем Востоке не растет на морском берегу, совершенно избегая районов с морским тихоокеанским климатом (Колесников, 1945; Семенова-Тян-Шанская, 1956). Северная точка распространения сосны на Охотском побережье, по мнению Г. Ф. Старикова (1961) и Н. В. Усенко (1969), находится в верхнем течении р. Алдома. В свете сказанного представляют известный интерес находки сосны обыкновенной в верхнем течении р. Улкан (примерно в 2 км ниже устья р. Хайчекит) и на побережье бухты Борисова (рис. 1).

Район верхнего течения р. Улкан не испытывает непосредственного влияния формирующихся над морем влажных воздушных масс, так

как он отгорожен хребтом Прибрежный. Вследствие этого климат данной территории отличается более высокой континентальностью, чем на побережье.

Сосна обыкновенная растет здесь в редкостойном лиственничнике пирогенного происхождения на шлейфах склона, примыкающего к надпойменной террасе левого берега р. Улкан. В подлеске, сомкнутость которого 0.4—0.5, преобладает *Betula middendorffii*, группами встречается *Pinus pumila*. В кустарничково-травяном ярусе большими пятнами выделяется *Ledum hypoleucum*, около стволов деревьев обычны пятна *Vaccinium vitis-idaea*, единично встречается *Carex* sp. В разрывах кустарничково-травяного яруса — пятна лишайникового покрова, имеющего небольшую мощность (4—5 см).

На этом участке встречено 2 старых экземпляра сосны. Один из них имел диаметр на высоте груди 27 см и высоту 15 м (определено эклиметром). Крона редкая, слабо охвоена, вершина усохла. Дерево не плодоносит. Ствол поврежден насекомыми, а с западной стороны его в 4 местах ободрана кора. Второй экземпляр произрастает в 9 м от первого. Диаметр его 30 см, высота 11 м; ствол без вершины и поврежден насекомыми; с южной стороны его ободрана кора, а в комлевой части — сухобочина с отчетливыми следами двух пожаров. Как и в первом случае, крона дерева редкая, слабо охвоена. Вокруг этих сосен находятся еще 3 экземпляра, диаметр которых 10—16 см и высота 6.5—10 м, и 41 более мелкий экземпляр, включая подрост.

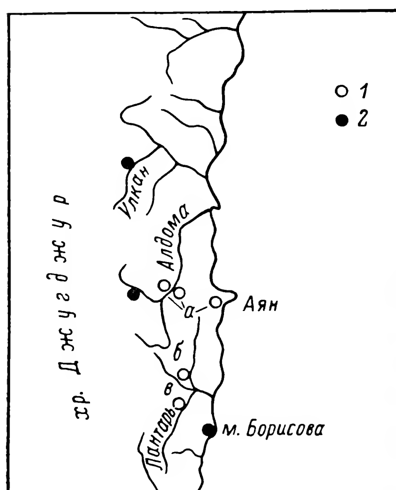


Рис. 1. Схематическая карта распространения *Pinus sylvestris* L. на Охотском побережье.

1 — известные местонахождения: *а* — по Г. Ф. Старикову (1961); *б* — по Г. Ф. Старикову (1961), Н. В. Слюнину (1900) и А. Л. Биркенгофу (1936); *в* — по Г. Ф. Старикову (1961) и А. Л. Биркенгофу (1936); 2 — находки авторов.



Рис. 2. Один из экземпляров *Pinus sylvestris* L. в бухте Борисова.

Г. Ф. Стариков (1961) отметил, что указание А. Ф. Миддендорфа о наличии сосны в нижнем течении р. Ульи не подтверждено последующими исследователями. Принимая это во внимание, местонахождение сосны в верхнем течении р. Улкан надо рассматривать как самую северную точку ее распространения на Охотском побережье.

Южнее бассейна р. Улкан единичный экземпляр сосны (диаметр на высоте груди 20 см, высота примерно 12 м) обнаружен нами на надпойменной террасе р. Алдома в районе р. Тугурма, где он рос в молодом пирогенном лиственничнике (Манько и др., 1971).

В бухте Борисова (левый берег приустьевой части р. Укей) сосна обнаружена примерно в 500—700 м от берега моря на пологом (5—6°) западном склоне безымянной высоты. На этом участке после давнего пожара поселилась *Larix dahurica* s. l. с примесью *Picea ajanensis*. Сомкнутого полога эти породы не образуют, так как размещены они небольшими группами. Возраст лиственницы — около 60 лет, высота — 8—9 м.

В подлеске, сомкнутость которого 0.4—0.5, преобладают кусты кедрового стланика, березы Миддендорфа, единично можжевельника *Juniperus sibirica*. В кустарничково-травяном ярусе аспект создает багульник-подбел, под пологом которого распространены *Empetrum nigrum*, брусника, *Diapensia obovata*, осока *Carex* sp., *Arctous alpina*, *Vaccinium uliginosum* и другие виды. Около 20% поверхности почвы занимают пятна лишайников.

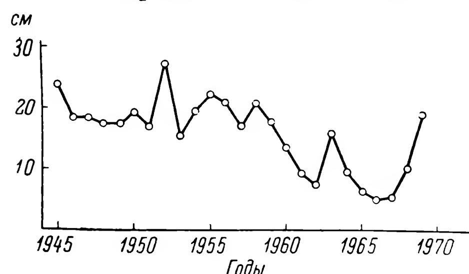


Рис. 3. Прирост в высоту (в сантиметрах) *Pinus sylvestris* L. за 1945—1970 гг.

На участке, размером около 2 га мы насчитали 20 экземпляров сосны. Одна из обмеренных сосен (рис. 2) умеренно плодоносила, имела высоту 6.4 м, диаметр на высоте груди 12.7 см, диаметр на половине высоты 9 см, возраст 53 года. О темпах роста ее можно судить по величинам прироста в высоту за отдельные годы (рис. 3).

При этом следует отметить, что средний прирост в высоту за последние 10 лет уменьшился вдвое по сравнению с предыдущим десятилетием и составляет 88.5 см. В 1970 г. прирост осевого побега отсутствовал, так как верхушечная почка не раскрылась. Обращает внимание отсутствие на площади более старых, крупных стволов сосны. Среди сухостоя встречается единично сосна толщиной 32 см. Видимо, эти деревья были повреждены пожаром и вскоре после него, обсеменив площадь, усохли.

Перечисленными пунктами ограничиваются наши находки сосны обыкновенной на Охотском побережье. На основе имеющихся сведений о распространении сосны на этой территории можно сделать следующие выводы: 1) сосна встречается редко; в настоящее время известно 8 ее местонахождений, в ряде случаев значительно удаленных друг от друга; 2) сосна отличается ослабленными фитоценотическими позициями, в результате чего она практически не является лесообразователем (известен лишь один участок на песчаной террасе р. Лантарь, где сосна образует древостой); 3) естественное возобновление сосны происходит удовлетворительно — около ее плодоносящих экземпляров всегда имеется более молодое поколение; одним из факторов, препятствующих ее расселению, являются пожары, под влиянием которых издавна находится эта территория; 4) следует согласиться с заключением Б. П. Колесникова (1945) о том, что сосна на восточном пределе своего распространения является породой реликтовой.

ЛИТЕРАТУРА

Биркенгоф А. Л. (1936). Сведения о границах ареалов некоторых хвойных пород на Дальнем Востоке. Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 45, 2. — Колесников Б. П. (1945). Обыкновенная сосна (*Pinus silvestris* L. s. l.) на юго-восточной границе своего ареала. Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 50, 5—6. — Манько Ю. И., А. П. Сапожников, В. П. Ворошилов. (1971). Краткий очерк растительности и почв Аяно-Майского района Хабаровского края. Биологические ресурсы суши Севера Дальнего Востока, 2. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1956). Сосновые леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. —

Слюнин Н. В. (1900). Охотско-Камчатский край, 1. — Стариков Г. Ф. (1961). Леса северной части Хабаровского края. — Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР,
Владивосток.

Получено 20 II 1973.

УДК 582.267.7 (47+57)

Л. М. Зауер

РОД *VAUCHERIA* DE CANDOLLE В СССР

L. M. ZAUER. THE GENUS *VAUCHERIA* DE CANDOLLE IN THE U. S. S. R.

В статье кратко изложены результаты многолетней обработки литературных и коллекционных материалов по сифоновым водорослям СССР.[1] Приведены виды, варьететы и формы представителей рода *Vaucheria*, встречающихся в СССР, и даны их краткие диагностические характеристики.

Отсутствие на русском языке каких-либо обобщающих работ или определителей по роду *Vaucheria* делает весьма нужным составление хотя бы конспективной краткой сводки видов, встречающихся в СССР.

Представителей рода *Vaucheria* нельзя причислить к группе редких водорослей, но, поскольку во многих случаях их определение доводят только до рода, наши знания о биологии и распространении этих организмов, естественно, еще недостаточно глубоки. Между тем отдельные виды по своей биологии, а, по-видимому, и по распространению имеют только им присущие характерные черты. Так, например, среди сифоновых водорослей, которые в подавляющей части являются водорослями морскими, представители рода *Vaucheria* до недавнего времени рассматривались как типично пресноводные. В настоящее время это нельзя признать правильным. Из общего числа известных на земном шаре видов *Vaucheria* примерно одна треть представлена обитателями морей и континентальных соленых водоемов, а также галофилами. Многие пресноводные виды способны выносить довольно сильное засоление воды. Приходится лишь пожалеть, что точные данные, указывающие на отношение многих видов *Vaucheria* к солености воды, пока еще очень скудны.

То же можно сказать и об отношении видов к загрязнению среды, а также к другим экологическим факторам. Поэтому составление для видов *Vaucheria* общей схемы их распределения по экологическим группам в настоящее время преждевременно.

Итак, экологические особенности представителей рода *Vaucheria* требуют еще основательного изучения, а для того чтобы результаты этого изучения имели действительную ценность, они должны быть отнесены конкретно к тому или иному виду. Следовательно, определение до вида является в данном случае первейшей необходимостью.

В короткой статье нельзя дать ключа для определения видов, но даже их краткие диагностические характеристики, которые приведены ниже, очевидно, могут оказать хотя бы косвенную помощь при анализе собранного в природе материала и его идентификации.

Список представителей рода *Vaucheria*, встречающихся в СССР, включает, по современным данным, 25 видов, разновидностей и форм. Более или менее широко распространенными в нашей стране видами являются только шесть. Остальные указаны лишь для одного или нескольких пунктов.

[1] Более подробное изложение данных, собранных автором, содержится в его недавно завершенной монографии.

Секция *Piloboloides* Walz emend. Nordst.

Антеридий отделен от нити отграничивающей клеткой, раскрывается одним или несколькими отверстиями.

1. *Vaucheria sphaerospora* Nordst. 1878, Bot. Notiser, p. 177, tab. 2.

var. *dioica* Rosenv. 1879, Bot. Notiser, 6, p. 190 (=? *Vaucheria compacta* Collins).

Нити однополые, 25—60 мкм в диам. Оогонии грушевидные, 104—136 мкм шир. Антеридии 150—160×60—75 мкм.

Вид морской, живущий главным образом на литорали. Выносит значительное опреснение воды.

Встречен в прибрежье Рижского залива, в устьях рек Даугавы и Лиелупе, в г. Риге в городском канале.

Типовой варьетет в СССР пока не обнаружен.

2. *Vaucheria litorea* C. Ag. 1823, Spec. Alg., 1, p. 463.

Вид двудомный. Нити 70—95(—134) мкм в диам. Оогонии булавовидные или слегка обратнояйцевидные, отделены от нити отграничивающей клеткой, 300—450×190—205 мкм. Антеридии 50—64(—120) мкм в диам.

Вид морской. Выносит сильное опреснение воды.

Встречен в лиманах в районе Измаила.

3. *Vaucheria piloboloides* Thur. 1854, Mem. Soc. Sci. Natur. Cherbourg, 2, p. 389.

Вид однодомный. Нити (26—)40—60(—100) мкм в диам. Оогонии с сильно оттянутой нижней частью, обратноколбовидные, 320—500××140—210(—250) мкм. Антеридии 150—210(—310)×(20—)30—45(—70) мкм. Апланоспоры (200—)250—270(—400)×80—150 мкм.

Вид морской.

Встречен в Черном море у окраины филлофорного поля Зернова, а также у Карадага, где при драгировании обнаружен на глубине 25 м.

Секция *Woroninia* Solms-Laudach

Антеридии без отграничивающей клетки, раскрываются всегда одним верхушечным отверстием.

4. *Vaucheria dichotoma* (L.) C. Ag. 1817, Syn. Alg. Scand., p. 47 (=*Vaucheria dichotoma* β *submarina* Lyngb., *V. dichotoma* f. *marina* Hauck).

Вид двудомный. Нити 50—225 мкм в диам. Оогонии шаровидные или эллипсоидные, (89—)110—374(—500) мкм в диам. Антеридии 100—332××72—170 мкм.

Галлофил.

Водоросль, довольно широко распространенная в СССР. Из солоноводных и солоноватоводных водоемов, где она встречена, можно назвать Азовское море, Керченский пролив, Аральское море, оз. Б. Тамбукан. Известна также из Эстонской ССР, Латвийской ССР, Украинской ССР, Молдавской ССР, Зап. Сибири, Казахской ССР, Узбекской ССР. Встречается на рисовых полях и вообще в пресных водах, предпочитая, однако, наличие некоторой минерализации.

5. *Vaucheria schleicheri* De Wild. 1895, Bull. Herb. Boiss., 3, p. 591, tab. XVI, fig. 1—10 (=*Vaucheria decumbens* Wislouch).

Вид однодомный. Нити (70—)80—220(—280) мкм в диам. Оогонии обратнояйцевидные или почти шаровидные, 210—360 мкм шир. Антеридии наклонены к нити под острым углом, 62—176×39—80 мкм.

Встречается редко как в пресных, так и в солоноватых водоемах. В СССР известно пока только одно местообитание — р. Нарова.

Секция *Tubuligerae* Walz

Антеридии раскрываются на верхушке неправильной щелью, большей частью наклонены к нити. Оогонии никогда не бывают вполне шарообразными.

6. *Vaucheria ornithocephala* C. Ag. 1817, Syn. Alg. Scand., p. 49.

f. *ornithocephala*.

Нити 24—75 мкм в диам. Оогонии сидячие, сужены в клюв постепенно, сильно наклонены к нити, иногда касаются клювами ее поверхности, 85—225×50—150 мкм. Антеридии 80—100×20—25 мкм. Зооспоры 90—150×80—100 мкм.

Пресноводная форма.

Известна из Латвийской ССР, Украинской ССР, Узбекской ССР.

f. *polysperma* (Hassall) Heer. 1907, Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg, XXIV, p. 137 (=*Vaucheria polysperma* Hassall).

Нити 15—37(—48) мкм в диам. Оогонии на заметной ножке, с клювами, направленными косо вверх, 67—89(—103)×40—65 мкм. Антеридии 74—106×24—34 мкм. Зооспоры 82—94×66—88 мкм.

Пресноводная форма, способная, однако, выносить некоторое засоление воды.

Известна из Карельской АССР, Ленинградской обл., Украинской ССР. В Китае встречена на рисовых полях.

7. *Vaucheria aversa* Hassall 1843, Ann. Natur. Hist., XI, 72, p. 429.

Нити 31—131 мкм в диам. Оогонии в очертании почти округлые, овальные, яйцевидные или обратнояйцевидные, (88—)118—146(—230)× ×(83—)108—133(—250) мкм, суживаются в клюв внезапно. Клюв может быть направлен прямо или косо вверх, а иногда бывает крючкообразно загнут в сторону тела оогония. Антеридии 42—130×18—47 мкм. Зооспоры 150—210×110—160 мкм.

Пресноводный вид. Встречается преимущественно в стоячей воде, на берегах водоемов и на почве.

Известен из Карельской АССР, Ленинградской обл., Латвийской ССР.

Секция *Globiferae* Heidinger

Антеридии на короткой ножке, шарообразно вздутые.

8. *Vaucheria pachyderma* Walz, 1865, Вальц, Изв. Киевск. унив., 11 : 7, рис. 1—4.

Нити (20—)35—123 мкм в диам. Оогонии сидячие, шаровидные, эллипсоидные или косояйцевидные, 69—220×60—164 мкм; клюв обычно вытянут в направлении, параллельном нити.

Встречается преимущественно на сырой почве, реже в стоячей, пресной или солоноватой, воде.

Известен из Грузинской ССР, Узбекской ССР, Таджикской ССР.

Секция *Corniculatae* Walz

Антеридии рогообразно изогнуты, раскрываются трещиной.

Подсекция *Sessiles* Walz

Антеридии и оогонии расположены порознь на вегетативной нити, антеридии всегда на короткой ветви.

9. *Vaucheria sessilis* (Vauch.) DC. 1805, Fl. Fran., II, p. 63.

f. *sessilis* (=*Vaucheria clavata* DC.).

Нити (15—)40—130(—156) мкм в диам. Оогонии сидячие, 69—110× ×(39—)57—85 мкм; клюв направлен косо вверх. Антеридии 23—35 мкм в диам. Зооспоры 82—176×77—154 мкм.

Встречается в стоячих и проточных, преимущественно пресных водоемах, реже на почве. Выносит сильное засоление и сильное загрязнение воды. На Камчатке обнаружена в термальных источниках с постоянной температурой воды 17—19°. В Таджикской ССР встречается на рисовых полях.

Водоросль, широко распространенная в СССР. Известна из Архангельской обл., Прибалтики, центральных районов европейской части РСФСР, Украинской ССР, Грузинской ССР, Зап. и Вост. Сибири, Камчатской обл., Таджикской ССР.

f. *repens* (Hassall) Hansg. 1886, Prodr. Alg. v. Böhmen, I, p. 95 (=*Vaucheria repens* Hassall).

Нити 29—90(—110) мкм в диам. Оогонии сидячие, 60—100×45—85 мкм; клюв вытянут в направлении, параллельном нити; длина ооспор обычно не превышает 80 мкм. Антеридии 19—30 мкм в диам. Зооспоры 80—130× ×75—122 мкм.

Встречается в стоячих и проточных пресных водоемах, а также на почве. В Китае встречена на рисовых полях.

В СССР представлена реже, чем типовая форма. Известна из окрестностей г. Риги, окрестностей озер Селигер и Бологое, из Московской обл., Тбилиси, окрестностей г. Ташкента.

f. *clavata* (Klebs) Heer. 1907, Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg, XXIV, p. 147 (=*Vaucheria orthocarpa* Collins).

Нити 49—115 мкм в диам. Оогонии сидячие, 78—110×50—85 мкм; клюв ориентирован в направлении, перпендикулярном нити. Зооспоры 135—176×125—154 мкм.

Встречается в стоячих и проточных пресных водоемах.

Известна из Латвийской ССР и Узбекской ССР.

f. *orthocarpa* (Reinsch) Heer. 1907, Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg, XXIV, p. 148, fig. 72 (=*Vaucheria orthocarpa* Reinsch, *V. clavata* Hirn).

Нити 45—110 мкм в диам. Оогонии на короткой ножке, 70—125× ×50—90 мкм; клюв ориентирован в направлении, перпендикулярном нити; длина ножки оогония (после оплодотворения) 16—18 мкм.

Встречена в стоячей пресной воде.

В СССР известна пока только из Латвийской ССР.

10. *Vaucheria borealis* Hirn 1900, Meddel. Soc. Fauna et Flora Fenn., 26, p. 87, fig. 2.

f. *borealis*.

Нити 60—141 мкм в диам. Оогонии сидячие или на едва заметной ножке (140—)148—163(—190)×111—138(—145) мкм; клюв ориентирован в направлении, параллельном нити; длина ооспоры всегда больше 80 мкм.

В ручьях (среди мхов), а также на сырой почве.

В СССР встречена пока только на Кольском полуострове.

f. *minor* Woronichin 1925, Воронихин, Работы Сев.-Кавк. Гидробиол. ст., 1, 1, с. 6.

Нити (45—)62—90 мкм в диам. Оогонии 82—135(—145)×66—115 мкм. Отличается от типовой формы меньшими размерами оогониев и в некоторых случаях меньшим диаметром нитей.

На камнях, орошаемых водой ручья, и на сырой почве.

В СССР известна пока только из Грузинской ССР.

Подсекция *Racemosae* Walz

Антеридии и оогонии расположены на коротких ветвях, отходящих от верхушки специальной, общей для них генеративной ветви, иногда достигающей значительной длины. Антеридий один.

11. *Vaucheria geminata* (Vauch.) DC. 1805, Fl. Fran., II, p. 62.

f. *geminata* (=*Vaucheria hamata* Walz).

Нити (23—)29—132 мкм в диам. Оогонии в числе от двух до шести, 55—190×40—225 мкм; клювы их направлены к антеридию. Антеридии 23—65 мкм в диам.

Встречается в пресных, преимущественно стоячих водоемах, а также на почве. В Таджикской ССР найдена на рисовых полях.

Форма распространена в СССР весьма широко. Она известна из Латвийской ССР, окрестностей Ленинграда, центральных районов европейской части РСФСР, Украинской ССР, Грузинской ССР, Азербайджанской ССР, Зап. и Вост. Сибири, Казахской ССР, Узбекской ССР, Таджикской ССР.

Вид представлен в СССР только типовой формой. Другая форма — f. *pedunculata* (Arechav.) Heer. 1907 — в пределах СССР пока не обнаружена.

12. *Vaucheria walzii* Roth. 1896, Nuova Notarisia, VII, p. 81—83, fig. 1—3 (=*Vaucheria uncinata* Kütz. emend. Götz).

Нити (40—)60—170 мкм в диам. Оогонии в числе от двух до шести, (55—)89—120(—150)×(49—)82—135(—175) мкм; их слабо выраженные клювы направлены либо в сторону от антеридия, либо вниз, в сторону нити. Апланоспоры 117—234×100—218 мкм.

Встречается в пресных, стоячих и проточных водоемах. Хорошо развивается в воде, богатой железом. Выносит сильное загрязнение воды.

Vaucheria walzii является широко распространенным видом как в СССР, так и за его пределами. Однако следует иметь в виду, что у многих авторов, в особенности у работавших после выхода в свет в 1897 г. монографии Г. Гётца, эта водоросль значится под названием *Vaucheria uncinata* Kütz. Следовательно, много интересных данных, в том числе и сведений о распространении, приведенных в различных работах для *V. uncinata*, на самом деле относятся к *V. walzii*, хотя, разумеется, точно установить понимание тем или другим автором вида *V. uncinata* возможно далеко не всегда. *V. uncinata* в трактовке Ф. Кютцинга, по-видимому, следует относить к роду *Vaucheriopsis* Heer., 1921.

В СССР *Vaucheria walzii* известна из Эстонской ССР, Латвийской ССР, Ленинградской обл., центральных районов европейской части РСФСР, Татарской АССР, Украинской ССР, Грузинской ССР, Азербайджанской ССР, Зап. Сибири, Казахской ССР.

13. *Vaucheria undulata* Jao, 1936, Sinensia, 7, 6, p. 741, tab. III, fig. 12, 13.

Нити волнистые, с толстой оболочкой, 25—60 мкм в диам. Оогонии обычно в числе двух (57—)71—84×(57—)59—79 мкм. Антеридии 16—27 мкм в диам.

Встречается преимущественно на сырой почве, на берегах пресных водоемов, реже в воде. В Китае найден на рисовых полях.

В СССР вид известен только из Закарпатской обл. Украинской ССР.

14. *Vaucheria hamata* (Vauch.) DC. 1805, Fl. Fran., II, p. 63.

Нити прямые, 24—100 мкм в диам. Оогонии обычно в числе двух, 55—100×50—95 мкм. Антеридии 12—21 мкм в диам. И оогонии, и антеридии наклонены в сторону главной нити; плоскости их наклона находятся под некоторым углом.

Встречается на почве, а также в стоячих, реже в проточных водоемах.

Известна из Эстонской ССР, Латвийской ССР, Архангельской обл., Ленинградской обл., Московской обл., Украинской ССР, Зап. Сибири, Таджикской ССР.

15. *Vaucheria terrestris* (Vauch.) DC. 1805, Fl. Fran., II, p. 62.

var. *terrestris* (=*Vaucheria hamata* Lyngb.).

Нити 38—190 мкм в диам. Оогоний обычно один, 85—150×60—120 мкм, в зрелом состоянии находится выше антеридия. Антеридии 10—24 мкм в диам.

Встречается преимущественно на сырой почве, реже на болотах и в пресных водоемах.

Водоросль, широко распространенная в СССР. Она известна с Новой Земли, Земли Франца-Иосифа, Кольского полуострова, из Калининградской обл., Латвийской ССР, Эстонской ССР, окрестностей Ленинграда, окрестностей г. Рязани, Московской обл. (?), Украинской ССР (в частности, из Крыма), Грузинской ССР, Зап. и Вост. Сибири, Казахской ССР.

Другой варьетет этого вида — var. *major* Rieth 1965, — отличающийся от типового более крупными оогониями, пока известен только из Китая.

16. *Vaucheria megaspora* Iwanoff. 1897, Иванов, Тр. СПб. общ. естествоисп., XXVIII, 1, 7 : 272.

Нити 90—130 мкм в диам. Оогонии, в числе от двух до пяти, не имеют отверстия для оплодотворения; размножение происходит либо путем партеногенетического развития ооспор, либо посредством выводковых почек. Ооспоры 100—117×73—93 мкм. Выводковые почки 300—395×200—220 мкм.

Встречается на дне озер, иногда на значительной глубине (1.5—4 м).

Этот редкий вид в СССР известен пока из оз. Юглас (близ. г. Риги) и оз. Бологое, в котором он был найден описавшим его автором. В других странах мира до настоящего времени не встречен.

Секция *Anomalae* Hansg.

Антеридий либо в виде крючкообразно согнутой трубки с одним отверстием, либо в виде поперек расположенной дуговидно изогнутой трубки с двумя отверстиями на концах, либо мешкообразно вздутый с 1—4 отверстиями, находится на вершине специальной генеративной ветви.

17. *Vaucheria woroniniana* Heer. 1907, Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg, XXIV, p. 165.

f. *woroniniana* (=*Vaucheria geminata* Walz, *V. geminata* Götz).

Нити (30—)40—100(—120) мкм в диам. Оогонии обычно в числе двух, (62—)88—147(—159)×(52—)62—108(—115) мкм, ножки их направлены вверх. Антеридии в виде поперек расположенной трубки с двумя отверстиями на концах. Апланоспоры (115—)189—251×(75—)117—185 мкм.

Встречается в стоячих и преимущественно проточных водоемах, а также на сырой почве.

В СССР известна из Украинской ССР, Грузинской ССР, Туркменской ССР, Узбекской ССР, Таджикской ССР, Казахской ССР.

f. *pendula* (Götz) Heer. 1907, Mitteil. Naturhist. Mus. Hamburg, XXIV, p. 167 (=*Vaucheria geminata* f. *pendula* Götz).

Отличается от типовой формы отогнутыми вниз (в направлении главной нити) ножками оогониев.

Встречается в проточных водоемах.

В СССР эта водоросль была обнаружена только в виде стерильных нитей, а определение проводилось на основании наблюдений за ее развитием в лабораторной культуре. Стерильный материал был собран в окрестностях г. Душанбе.

f. *quadripora* Rieth. 1965. Kulturpflanze, XIII, p. 501, fig. 3, 4.

Нити (49—)65—68(—91) мкм в диам. Оогонии (104—)125—143(—167)× ×(50—)104—107(—135) мкм, их ножки направлены вверх. Антеридии мешкообразно вздуты, имеют по четыре отверстия.

В СССР эта водоросль была собрана только 1 раз на берегу р. Варзоб в Таджикской ССР. Форма была выделена после длительных наблюдений за развитием антеридиев в лабораторной культуре.

18. *Vaucheria debaryana* Woron. 1880, Bot. Zeit., XXXVIII, 25, p. 425, tab. III, fig. 1—13.

Нити 16—55(—67) мкм в диам. Оогонии в числе от одного до трех, 45—79(—88)×35—60(—75) мкм. Антеридий либо в виде крючкообразно согнутой трубки с одним отверстием на конце, либо мешкообразный, с 1—4 отверстиями, расположенными на коротких выростах, 22—32× 32—67 мкм.

Встречается в проточных и стоячих водоемах, а также на почве.

В СССР известен из Латвийской ССР, Украинской ССР, Грузинской ССР, Казахской ССР, Таджикской ССР.

Ленинградский государственный университет.

Получено 15 III 1973.

УДК 57 : 582.272.46 (268.46)

Т. К. Терехова

К БИОЛОГИИ *CHORDA FILUM* (L.) LAMOUR. В БЕЛОМ МОРЕ

T. K. TEREKHOVA. ON THE BIOLOGY OF *CHORDA FILUM* (L.) LAMOUR. IN THE WHITE SEA

В статье излагаются данные о зависимости роста и развития *Chorda filum* (L.) Lamour. от температуры воды, о длительности вегетации ее спорофита, сроках спороношения, о влиянии течения и прибоя на рост спорофита, сведения о регенерации таллома. Установлено, что спорофиты хорды в губе Чупа вегетируют в течение 3.5—4 месяцев. Проростки появляются в июне, отмирание талломов происходит в октябре. Наиболее активный рост наблюдается при температуре воды 12—19°. В цикле развития спорофитов хорды в 1970 г. было отмечено два периода более быстрого роста (июнь—начало июля и часть сентября) и период замедленного роста (часть июля—август). Образование спорангиев начинается в конце июля—начале августа и длится до ноября.

Водоросли порядка *Laminariales* с давних пор привлекают внимание ученых благодаря своим лечебным и пищевым качествам. В связи с этим были проведены некоторые исследования роста и развития гаметофита и спорофита ламинарий (Гайл, 1935; Киреева, Щапова, 1938; Кузнецов, 1962; Сарочан, 1963).

В ряде работ описаны систематическое положение хорды, ее морфология, географическое распространение, рост и развитие гаметофита (Зинова, 1953; Nishibayashi a. Inoh, 1961; Калугина, 1962; Sundene, 1963; Возжинская, 1967). Однако исследований роста и развития нитевидной хорды *Chorda filum* (L.) Lamour. Белого моря не проводилось. Особый интерес вызывает исключительно быстрый рост ее спорофита. Изучение этого процесса и было основной нашей задачей. Мы исследовали также влияние температуры на рост и сроки спороношения, приживаемость растений, перенесенных из одного места в другое, регенерацию талломов.

Материал и методика

Наша работа проводилась в губе Чупа Кандалакшского залива с июня по ноябрь 1970 г. Исследовались в основном растения из верхнего отдела сублиторали различных участков губы. Водоросли собирались во время

отлива 1 раз в месяц на мысе Красном и 1 раз в 10 дней в проливе Иванов-Наволок в бухте Сельдяной и в ванне бухты Левой. Названные пункты различаются по степени прибойности, скорости течения, по отношению нуля глубин.

Одновременно со взятием проб измеряли температуру воды. Измерение длины слоевища производилось на 30 растениях. В лаборатории у 10 экземпляров измеряли толщину талломов, длину и толщину волосков, диаметр подошвы. На хорде определяли состав эпифитов. На срезах спорофитов просматривалось состояние спорангиев. Проводились наблюдения за ростом талломов, обрезанных 20 VII и 1 VIII в проливе Иванов-Наволок. Обрезали растения, достигшие к этому времени длины 50—100 см. При обрезании оставлялся участок таллома размером 2, 5 или 10 см.

Изучали также рост водорослей, перенесенных из одного участка пролива Иванов-Наволок в другой, расположенный в 500—700 м от первого. Растения переносили с субстратом в ведре с морской водой. На новом месте субстраты с растениями помещали в небольшие углубления и засыпали песком. Площадки с перенесенными водорослями и с обрезанными растениями обкладывали камнями. Наблюдения за водорослями на этих площадках проводились 1 раз в 10 дней.

Биомассу хорды пересчитывали на площадь в 1 м^2. Для взятия проб на площадках использовали металлическую рамку 25×25 см. Один раз в месяц определяли среднюю биомассу для трех площадок и вес отдельных слоевищ по 30 экземплярам из пролива Иванов-Наволок. При обработке полученного материала использовались методы вариационной статистики.

Характеристика пунктов сбора

Пролив Иванов-Наволок. Дно верхней сублиторали образовано перемытым песком с разбросанными камнями с редкими зарослями различных водорослей. Здесь наблюдаются постоянные течения, скорость которых составляет 8—8.4 м/сек. Соленость в течение лета колебалась от 23 до 26.5‰.

Мыс бухты Сельдяной. Песчаная коса с отдельными камнями, густо покрытыми фукоидами. Прибойность выше, чем в других пунктах. Соленость менялась от 22 до 26‰.

Ванна бухты Левой. Углубление в скале размером 10×6 м, расположенное в верхнем горизонте литорали, на дне которого перемытый песок и камни. Соленость достигает здесь 28—30‰.

Мыс Красный. Этот участок разделяет Кив-губу и губу Красную и отличается наиболее сильным прибоем (третья степень). Грунт каменисто-валунный с крупным песком, покрыт густым ковром водорослей. Соленость летом держалась в пределах 24.5—27.5‰.

Результаты исследований

Развитие спорофита. Впервые проростки были обнаружены в ванне бухты Левой 5 VI. В других пунктах они появились 7—26 VI. Основная масса проростков отмечена через 5—15 дней после первых, при температуре воды 12—17°.

Проростки представляют собой растеньица светло-оливкового цвета, густо опушенные волосками, суженные вверху и у основания. Они прикрепляются маленькой подошвой диаметром 0.3—0.6 мм к песчинкам, ракушкам, камням и к другим водорослям. Минимальная длина талломов в это время 0.6 мм, максимальная — 4.4 см. В июне—начале июля рост хорды идет бурными темпами, при этом размеры слоевища увеличиваются в 10 раз. В конце июля—в августе происходит закладка спорангиев, темп роста снижается (рис. 1, 2, 3, 4). В это же время на спорофитах появляются диатомовые водоросли: *Grammatophora* sp., *Licmophora* sp., *Synedra* sp., *Navicula* sp., *Rhabdonema* sp. Из бурых водорослей на хорде

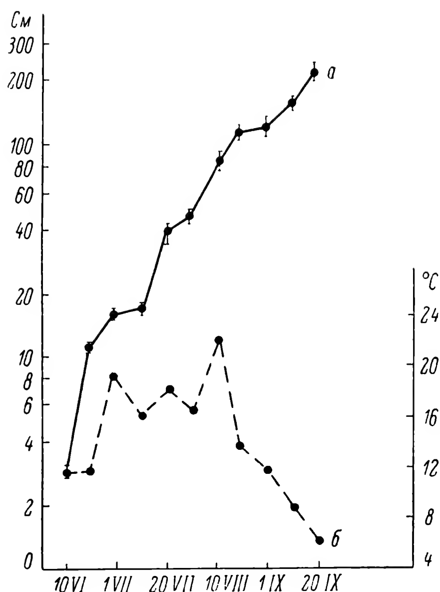


Рис. 1. Изменение длины спорофита *Chorda filum* (*а*) и температуры воды (*б*) в проливе Иванов-Наволок.

По оси абсцисс — время сбора материала; *по левой ординате* — длина спорофита (логарифмическая шкала); *по правой ординате* — температура воды (°C).

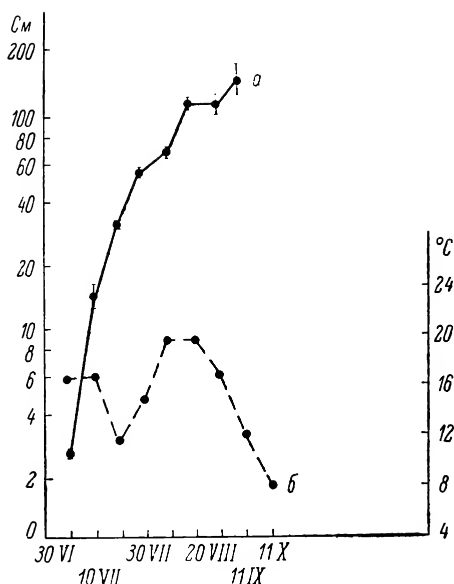


Рис. 2. Изменение длины спорофита *Chorda filum* и температуры воды в бухте Сельдяной.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

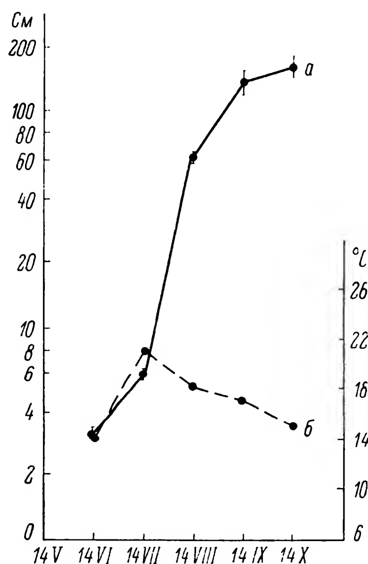


Рис. 3. Изменение длины спорофита *Chorda filum* и температуры воды на мысе Красном.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

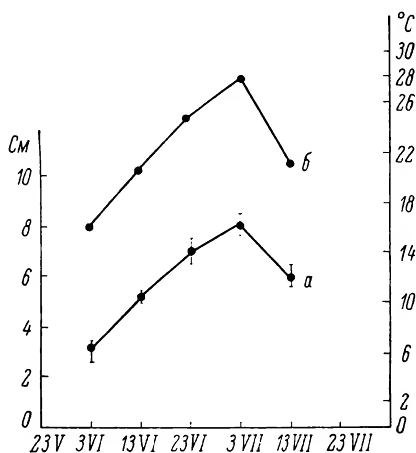


Рис. 4. Изменение длины спорофита *Chorda filum* и температуры воды в ванне бухты Левой.

На левой ординате — простая шкала, остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Изменение толщины слоевища *Chorda filum* в течение вегетационного периода

Пункты сбора материала	Толщина слоевища, мм									
	июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
	в средней части	в верхней и нижней частях	в средней части	в верхней и нижней частях	в средней части	в верхней и нижней частях	в средней части	в верхней и нижней частях	в средней части	в верхней и нижней частях
Пролив Иванов-Наволок	0.15—0.6	0.1—0.25	0.7—0.1	0.3—0.7	1.8—2.2	0.3—0.7	1.3—2.2	0.5—0.7	1.6—2.25	0.7—0.8
Бухта Сельдяная . . .	0.2—0.5	0.1—0.2	0.6—1.1	0.4—0.7	2.0	0.4—0.7	1.8—2.0	0.6—1.0	1.6—2	0.6—0.8
Мыс Красный	0.2—0.6	0.1—0.3	0.5—0.9	0.35—0.7	2.1	0.4—0.8	1.8—2.0	0.8—1.0	1.5—2	0.6—0.9

поселяются *Elachista fucicola* (Vell.) Aresch., *Ectocarpus draparnaldioides* (Grouan.) Kyellm.

На спорофитах оседает также множество молоди мидий (Mytilus edulis L.).

К 15 IX средние размеры хорды в проливе Иванов-Наволок достигают 240 см, а максимальные — 4.5 м (рис. 1). В бухте Сельдяной к этому времени хорда вырастает в среднем до 160 см (рис. 2), а на мысе Красном — до 180 см (рис. 3). Большие размеры хорды в проливе Иванов-Наволок, видимо, можно объяснить меньшей заселенностью данного участка другими водорослями, а также постоянным течением. Вероятно, постоянное течение более благоприятно для роста водоросли, чем прибой (на мысе Красном и в бухте Сельдяной), который не отличается постоянством и может повреждать слоевища. В проливе Иванов-Наволок средние размеры хорды на 60—80 см больше, чем в бухте Сельдяной и на мысе Красном.

С середины сентября слоевища приобретают более темный цвет, начинают разрушаться и обрываться. Вначале разрушаются волоски, затем верхняя и нижняя части талломов, а к концу октября все слоевища.

Рост слоевища в толщину, рост волосков и диаметра подошвы. Данные, представленные в таблице, показывают, что толщина спорофита достигает максимальных размеров в августе, увеличиваясь в средней части в 10—20 раз по сравнению с июнем, а затем не меняется.

Диаметр подошвы спорофита увеличился во всех пунктах исследования в среднем от 0.3 мм в июне до 1.7 мм к сентябрю. В сентябре—октябре диаметр остался таким же при минимуме 0.8 мм и максимуме 2.6 мм.

Длина волосков возрастает с июня к августу от 0.6 мм до 1.6—2.6 мм, а затем не меняется. Ширина волосков в средней части практически не меняется, оставаясь равной 0.02 мм.

Изменение веса спорофита. Продуктивность мы определяли по среднему весу водорослей. В конце июня 1970 года в проливе Иванов-Наволок при средней длине слоевища, равной 8—10 см, вес его составлял 20—25 мг; в июле при длине 15 см вес достигал 50 мг, в августе при длине 40—45 см — 710—720 мг, а 15 IX при длине 210 см он составил 4440 мг. Таким образом, при увеличении длины слоевища с июня к середине сентября в 20—25 раз вес возрос приблизительно в 200 раз. Биомасса хорды увеличивается в течение вегетационного сезона с 9 г/м² до 170—200 г/м², т. е. в 18—20 раз.

Спороношение. Наблюдения показали, что образование спорангиев начинается 30 VII—1—3 VIII при температуре воды

15—20°, различаясь по срокам на 2—3 дня в разных пунктах исследования. Полученные нами данные о сроках образования спорангиев совпадают с данными А. А. Калугиной (1958).

К концу августа все слоевища были со спорангиями, причем они образовывались по всей широкой части таллома. Первые зооспоры были обнаружены в начале августа. В сентябре у водорослей, собранных во всех пунктах исследования, начался выход зооспор; происходило также образование новых спорангиев и зооспор. Первые пустые спорангии отмечены в начале сентября. Массовый выход зооспор наблюдался с 15 IX. У оторвавшихся слоевищ, плавающих в море в октябре, спорангии были заполнены зооспорами. По-видимому, растянутый процесс спороношения объясняет разновременное появление гаметофитов и спорофитов в следующем году (см. таблицу).

Рост трансплантантов. Перенесенные на новое место в проливе Иванов-Наволок растения размерами от 30 до 80 см прижились и росли здесь так же, как и выросшие здесь. К 15 IX 1970 перенесенные водоросли достигли в среднем длины 220 см, а местные — 240 см.

Регенерация таллома. По данным А. Д. Зиновой (1953), в порядке *Laminariales* рост происходит в интеркалярной зоне, расположенной между стволиком и пластиной. В отдельных случаях интеркалярная зона роста расположена в других местах слоевища. Отмечено (South a. Burrows, 1967) наличие у *Chorda filum* субинтеркалярной меристемы.

Наблюдения за талломами, обрезанными 20 VII—1 VIII до размеров 2—5—10 см, показали, что регенерация не наступает. К 15 IX оставшиеся куски талломов начали буреть и разрушаться.

Наши исследования подтверждают имеющиеся данные (Зинова, 1953; South a. Burrows, 1967) о наличии у хорды субинтеркалярной меристемы.

Влияние температуры на рост хорды. Как видно на рис. 1, 2, 3 и 4, проростки появляются при температуре воды 8—14°. В июне—середине июля температура воды колебалась в пределах 12—19°. За это время хорда достигала размера 30—40 см, т. е. выросла в 10—13 раз. В конце июля—начале августа температура воды повышается, а рост замедляется. Так, в ванне бухты Левой к 20 VII температура воды поднялась до 28° и вся хорда погибла. В других пунктах температура воды повысилась в июле—августе до 20—23° (рис. 1, 2 и 3). С 15 VII по 15 VIII в проливе Иванов-Наволок растения достигли длины 80 см, т. е. выросли за месяц всего в 2—2.5 раза. В бухте Сельдяной они выросли до 70 см, т. е. в 2 раза по сравнению с 15 VII. На мысе Красном к 15 VIII водоросли достигли длины 70 см, став крупнее в 3 раза.

В июне при температуре воды 12—17° на талломах появилась *Navicula* sp. В июле с повышением температуры до 18° на хорде были обнаружены *Licmophora* sp. и *Rhabdonema* sp. Более высокая температура в августе (19—23°) стимулирует более быстрый рост эпифитов; на слоевищах их появляется большое количество (*Licmophora* sp., *Cocconeis* sp., *Synedra* sp., *Navicula* sp., *Grammatophora* sp., *Ectocarpus draparnaldioides*, *Elachista fucicola*).

В сентябре с понижением температуры с 23 до 8° рост талломов снова ускорился во всех пунктах исследования. Размеры их увеличиваются на 100—125 см (рис. 1 и 2). Видимо, температура является одним из основных факторов, регулирующих рост хорды.

Исходя из сказанного о росте спорофита в 1970 г., можно выделить 2 периода активного роста: первый период — июнь—часть июля и второй — сентябрь; период замедленного роста — часть июля—август.

ЛИТЕРАТУРА

Возжинская В. Б. (1967). Изучение экологии и распределения водорослей в Кандалакшском заливе Белого моря. Океанология, 7, 6. — Гайл Г. (1935). Цикл развития и динамика зарослей японской ламинарии. Тр. ДВ ФАН СССР, 1. — Зинова А. Д. (1953). Определитель бурых водорослей северных морей СССР. — Калугина А. А. (1958). Флора водорослей Белого моря. Дисс. Библ. Беломорск.

биол. станц. — Калугина А. А. (1962). К вопросу о некоторых особенностях Беломорской флоры. Тр. Всес. совещ. работников водорослев. промышл. СССР, 1. — Киреева М. С., Т. Ф. Щапова. (1938). Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива. Тр. Всес. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., 7. — Кузнецов В. В. (1946). О некоторых особенностях экологии и роста *Laminaria digitata* (L.) Lam. ДАН СССР, 54, 6. — Кузнецов В. В. (1962). Биологические особенности основных представителей Беломорской флоры и условия их промыслового использования. Тр. Всес. совещ. работников водорослев. промышл. СССР, 1. — Сарочан В. Ф. (1963). Биология японской ламинарии у юго-западного побережья Сахалина. Изв. ТИНРО, 49. — Nishibayashi T. a. S. Inoh. (1961). The formation of zoospores in *Chorda filum* (L.) Lamour. Bot. Mag. Tokyo, 74. — South G. R., E. H. Burrows. (1967). Studies on marine algae of the British Isles *Chorda filum* (L.) Stackh. Brit. Physiol. Bull., 3, 2. — Sundene O. (1963). Reproduction and ecology of *Chorda tomentosa*. Nytt. Mag. Bot., 10.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1973.

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.5.0001.2 : 58(23.03)

Г. Ш. Нахуцришвили

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ

G. SH. NAKHUTSRISHVILI. MODERN STATE OF ECOLOGICAL STUDIES OF HIGH-MOUNTAIN VEGETATION

Изучение экологии растений и фитоценозов в таких местообитаниях, как высокогорья, представляет большой интерес и всегда привлекало внимание многих ботаников.

Первые работы по биоэкологии (ритмика развития, экофизиология, жизненные формы) высокогорных растений и фитоценозов были опубликованы во второй половине прошлого столетия такими известными ботаниками, как Кернер (Kerner, 1891), Бонье (Bonnier, 1895), Вагнер (Wagner, 1892), Шретер (Schroeter, 1909).

Значительный размах получили экологические исследования в Альпах и Пиренеях в начале XX столетия. Труды Генрици (Henrici, 1921), Зенна (Senn, 1922), Шода (Chodat, 1915) и многочисленных их учеников вплоть до настоящего времени не потеряли большого научного и методического значения. Все эти работы касались преимущественно аутоэкологии альпийских растений, в частности их водного режима, фотосинтеза, биологии цветения, морфологии и т. д.

Несколько иной характер приняли с 20-х годов стационарные эколого-фитоценологические исследования в Тирольских Альпах. Благодаря швейцарским ботаникам Люди (Lüdi, 1921) и Рюбелю (Rübel, 1922, 1925) начались подробные стационарные экспериментальные наблюдения над сезонным развитием альпийской луговой растительности в связи с окружающей средой. Особенно большое внимание уделялось методике изучения климата и почвы в местообитаниях растений.

Резкий перелом в изучении экофизиологии альпийских растений и растительных сообществ отмечается после работ австрийских экологов Пизека и Картелиери (Pisek, Cartellieri, 1934; Cartellieri, 1940). На основе улучшения аппаратуры и методики эти исследователи и их ученики провели ряд интереснейших наблюдений над водным режимом, фотосинтезом и фитоклиматом альпийских кустарниковых и травянистых растений и фитоценозов.

В Советском Союзе первые работы по экологии были опубликованы в 20-х и 30-х годах А. В. Благовещенским (Благовещенский, 1923; Благовещенский, Тощевикова, 1923—1924), А. И. Алексеевым (1924), П. А. Барановым (1940), И. А. Райковой (1930) и некоторыми другими. Они получили данные по сравнительной физиологии, о жизненных формах и биологии высокогорных растений.

Существенное значение имело начало стационарных эколого-фитоценологических исследований на Памире под руководством О. В. Заленского. В этот же период интересные эколого-фитоценологические исследования производились в высокогорьях Тянь-Шаня (Культиасов, 1951, и др.) и Кавказа (Наринян, 1948).

В настоящее время существует ряд высокогорных стационаров, где ведутся экофитоценологические и экофизиологические наблюдения.

В первую очередь следует назвать исследования в Альпах при ботаническом институте Инсбрукского университета (Pisek, 1963; Tranquillini, 1964; Pisek и др., 1967, 1968, и др.). Наблюдения ведутся у верхнего предела леса, преимущественно над хвойными древесными растениями и кустарниками. Судя по опубликованным работам, австрийские экологи изучают в основном интенсивность фотосинтеза растений в экстремальных (зимних) условиях. Следует отметить, что одновременно с изучением фотосинтеза хвои или листьев точно учитываются дыхание, водный режим, тепло- и холодоустойчивость клеток, состояние почек, а также температурный и световой режимы растений и местообитаний. Инсбрукскими исследователями установлено, например, что неттоассмиляция у молодых хвойных растений начинается при —5°, достигает максимума при 10—15°, а при 35° уже начинается выделение растениями углекислоты. Весьма ценными являются данные о различной способности к использованию света теневыми и световыми экземплярами сосны. Выяснено также, что хвоя сосны хорошо переносит морозы до —40°, в то время как рододендрон, зимующий под снегом, погибает при температуре —15°.

Значительный интерес представляют результаты сравнительного изучения температурного минимума фотосинтеза у различных видов растений в Альпах и других областях (Средиземноморье, Арктика, Скалистые горы Северной Америки). Многочисленными экспериментами установлено, что как только листья замерзают, ассимиляция прекращается, причем выявлена различная температура замерзания листьев разных видов растений в зависимости от их водного режима. Установлено, что температурный минимум неттоассимиляции у растений сухих сильно прогреваемых местообитаний летом составляет —1°, а у верхнеальпийских и северных видов ассимиляция протекает и при —6°.

Большой интерес представляют одновременные наблюдения над фотосинтезом вечнозеленых растений Альп и Скалистых гор в Америке в зимнее время (Schwarz, 1971). Выяснено, что при сильных морозах в оптимальных условиях освещения начинается дыхание. Условия реакции фотосинтетического аппарата у разных видов различны. У одних видов активный фотосинтез возобновляется только после длительного зимнего покоя, у других для этого достаточно однодневного пребывания в благоприятных условиях.

Полученные результаты позволили австрийским экологам сделать большой шаг в решении такой важной проблемы, как жизнедеятельность растений в экстремальных условиях существования.

Интересные биоэкологические наблюдения ведутся в Альпах и Скалистых горах западногерманскими ботаниками (Knapp, 1958, и др.). Особенно большой интерес представляют данные о влиянии длительности сохранения снежного покрова на растительность. В частности, собраны подробные сведения о первом и последнем снегопаде, заморозках и продолжительности безморозного периода в тесной связи с фенологическими фазами альпийских растений.

После долгого перерыва в Швейцарии вновь были развернуты стационарные эколого-фитоценологические исследования альпийской растительности. Наблюдения ведутся в высокогорьях Давоса (Gigon, 1971). Основным направлением является сравнительное экологическое изучение альпийских фитоценозов и их компонентов на карбонатных и силикатных почвах. В результате многолетних стационарных наблюдений Гигон сделал ряд важных выводов, касающихся конкурентных взаимоотношений

между видами растений. Заслуживает внимания попытка биоценологического подхода к выделению групп видов растений альпийского пояса.

Довольно крупный центр изучения экологии высокогорной растительности находится в США (Billings и др., 1961; Billings, Mooney, 1963, 1968; Scott и др., 1970, и др.). Исследования ведутся в Северной Америке, в Скалистых горах.

В отличие от инсбрукских экологов, у американских исследователей объектами наблюдений являются высокогорные травянистые растения. Особенно большое внимание они уделяют изменчивости эколого-физиологических процессов, преимущественно ассимиляционной способности у популяций одних и тех же видов растений, произрастающих в высокогорьях и в Арктике, в низменностях и в Альпах. Установлено, например, что фотосинтез у *Oxyria digyna*, взятой с высоты 3740 м над ур. м., продолжает возрастать до 56 000 лк, тогда как ассимиляция у растений популяций, взятых на высоте 1740 м, уже достигает насыщения при 22 000 лк. Значительный интерес представляют наблюдения над интенсивностью фотосинтеза высокогорных растений различных экотопов, в частности при различном увлажнении. Отмечены генетические различия в ассимиляционной способности у особей, произрастающих во влажных и сухих местообитаниях. Как выяснилось, у некоторых высокогорных растений влажных лугов фотосинтез происходит и в стеблях.

Интересны наблюдения американских экологов над фотосинтезом и дыханием отдельных дерновин альпийских растений на высоте свыше 3000 м над ур. м. Установлен дневной максимум интенсивности истинного фотосинтеза целых дерновин. Проведены подробные измерения содержания углекислоты окружающего воздуха. Американскими исследователями показано, что растения, произрастающие на высоте 2027 м над ур. м., могут энергичнее ассимилировать при низком парциальном давлении, чем растения тех же видов, произрастающие на уровне моря.

В результате многочисленных полевых измерений на различных абсолютных высотах американскими экологами показано также, что на больших высотах дыхание становится интенсивнее, а отношение фотосинтеза к дыханию намного ниже, чем на меньших высотах. Растения в полевых условиях обнаружили большую пластичность газообмена. Виды, произрастающие на больших высотах, достигают наивысшей фотосинтетической активности при более низких температурах, чем растения, растущие на более низких уровнях. Изучение запаса пластических веществ, а также соотношения фотосинтеза и дыхания позволило этим исследователям получить ряд интересных данных об энергетике альпийских растений на больших высотах.

Оценивая работы американских экологов по фотосинтезу высокогорных растений, следует отметить высокий методический уровень их исследований как в полевых, так и лабораторных условиях; это обеспечивается прежде всего использованием очень точной самопишущей аппаратуры и наличием микро- и мегафитотронов. Это позволяет проводить исследования на широком географическом фоне.

Заслуживают внимания исследования температурного режима растений и фитоклимата в высокогорьях Колорадо (Salisbury, Spomer, 1964). Представляют интерес их данные об освещенности на больших высотах (4300 м над ур. м.), где она достигает 140—170 тысяч лк. На этих высотах температура листьев на солнце на 22° выше температуры воздуха, а в тени — на 3.5° ниже.

Американскими экологами обнаружена различная теплоустойчивость различных видов растений высокогорья Колорадо. Подушковидные растения имеют более высокую теплоустойчивость, чем другие растения.

В Скалистых горах Колорадо, в природных и лабораторных условиях (в фитотронах) впервые изучены рост и развитие альпийских растений в связи с их географическим происхождением. Все особи *Oxyria digyna*, произрастающие в Калифорнии и Колорадо, в отношении цветения вели себя как растения длительного дня. Чем дальше к северу собирались расте-

ния, тем более длинный день требовался для цветения. Оказалось, что температурный оптимум развития и цветения *Geum turbinatum* высок (до 27°). Однако более сильный рост в фитотронах наблюдался при дневных температурах 12—14°; при этой температуре растения были больше похожи на особи, развивающиеся в естественных условиях.

Хорошо продуманные эксперименты и тщательные полевые наблюдения позволили американским экологам установить причинные связи между ритмом развития растений и температурой воздуха.

Большое значение имеют данные по биологической продуктивности травянистой растительности некоторых высокогорных районов США и Канады в связи с экологическими факторами (Bliss, Hadley, 1964; Scott, Billings, 1964; Gates, Janke, 1966). В результате исследований получены данные об энергетическом балансе высокогорных экосистем.

Феноэкологические наблюдения проведены в высокогорьях Колорадо (Holway, Ward, 1963, 1965). Эти работы могут служить примером подробного изучения, начиная с развития почек до полного отмирания растений, в зависимости от температуры, экспозиции склонов и снежного покрова.

Особый интерес представляет попытка выяснить причины позднего вторичного цветения растений. Исследователи считают, что позднее цветение можно объяснить развитием тех почек, которые не сумели отреагировать на соответствующие условия в обычное для цветения время. На позднее развитие почек может повлиять также большое содержание углеводов.

На ряде примеров показано, что температура воздуха является наиболее критическим фактором активной жизнедеятельности растений на больших высотах.

Рассматривается вопрос о поглощении воды высокогорными растениями при низких температурах. Американские экологи приходят к заключению, что от способности растений к поглощению воды зависит раннее или позднее развитие видов. Ранневегетирующие растения могут обладать значительной поглотительной способностью при низких температурах почвы, которая, возможно, связана с высоким уровнем растворимых углеводов в корнях. Поглощение воды может обеспечиваться также корневой системой, разветвленной в верхних слоях почвы, где температура для поглощения воды более благоприятна. Интересно, что *Geum turbinatum* зацветает только после того, как температура почвы на глубине 30 см становится выше 10°.

Значительную научную и практическую ценность представляют результаты изучения влияния влажности почвы на рост и развитие высокогорных растений. В высокогорьях Колорадо талая вода использовалась для орошения части склона, который после таяния снега начинал подсыхать.

Недавно опубликованы результаты стационарных экологических исследований, проведенных в Японии в высокогорье Хоккайдо (Sakai, Otsuka, 1970). Изучались устойчивость к вымерзанию и механизмы перезимовки альпийских кустарников и травянистых растений. У большинства альпийских растений обнаружена устойчивость к вымерзанию в пределах температур —15—70°. Наивысшей устойчивостью к вымерзанию обладают листья вечнозеленых деревьев. Одной из положительных сторон этих исследований является широкий сравнительный анализ показателей морозоустойчивости альпийских и арктических растений.

Исследования лишайников и мхов в некоторых высокогорьях Америки и Европы (Lange, 1962; Bliss, Hadley, 1964, и др.) показали, что температурный оптимум и минимум фотосинтеза высокогорных слоевищных растений очень низок. Так, например, лишайники при температуре ниже 0° ассимилируют углекислоту в заметных количествах, и в отличие от высших растений даже при температуре воздуха —24° и ниже у них идет фотосинтез. Это говорит об их высокой приспособленности к экстремальным условиям.

В высокогорьях Африки шведским ботаником Хедбергом (Hedberg, 1963, 1964а, б) проводились экологические исследования. Им проделана большая интересная работа по изучению экологии и биоморфологии афро-

альпийских растений, произрастающих на вершинах Килиманджаро, Кении и т. д. Хедберг довольно подробно характеризует макроклиматические и почвенные условия высокогорий Африки и на этом фоне дает подробную характеристику жизненных форм растений-гигантов, столь необычных для высокогорий других областей земного шара; он подробно описывает их анатомию и биоморфологию. Жизненные формы растений высокогорий Африки, по данным этого исследователя, приспособлены к резким суточным колебаниям температуры воздуха и почвы, к интенсивной солнечной радиации и низкой абсорбционной способности воды (в результате замерзания почвы ночью). Хедберг приходит к заключению, что розеточные, плотнодерновинные, подушковидные и склерофильные кустарниковые биоморфы обеспечивают довольно хорошую адаптацию растений к высокогорьям Африки.

Следует отметить наблюдения Вальтера и Медины (Walter, Medina, 1969) в высокогорьях Анд. Они измеряли температуру почвы на глубине от 0 до 30 см в различных местообитаниях и на разных абсолютных высотах (от 2915 до 4765 м) и изучали распределение корневых систем. В результате этих исследований авторы пришли к заключению, что температура почвы является важнейшим фактором расчленения субальпийского и альпийского поясов.

Стационарных экологических исследований в Советском Союзе, (как и за рубежом) очень мало. Среди них следует особо отметить экологические исследования на Памире, которые, к глубокому сожалению, в настоящее время больше не ведутся. Трудно назвать какой-нибудь другой стационар, где в таком широком плане велись бы биоэкологические наблюдения над высокогорными растениями и фитоценозами. Работы на Памире имеют большое научное и практическое значение, они сыграли огромную роль в эколого-физиологических и биоэкологических исследованиях растительности не только в нашей стране, но и за рубежом.

Биоэкологические исследования в высокогорьях Памира велись по следующим основным направлениям: 1) экологическая физиология; 2) биоморфология и 3) ритмика развития.

Среди экофизиологических исследований особо следует отметить работы по фотосинтезу растений. Многолетние исследования на Памире послужили основой разработки методики и создания аппаратуры для изучения фотосинтеза в полевых условиях (Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965).

На основе большого фактического материала о видимом и потенциальном фотосинтезе выявлены виды растений со слабой и сильной ассимиляционной способностью (Заленский, 1961; Глаголева, Филиппова, 1965, и др.). Установлено, что максимальная интенсивность фотосинтеза возрастает с увеличением высоты местообитаний. Показано также, что листья горных растений весьма устойчивы к низким температурам и характеризуются очень неравномерным протеканием фотосинтеза в течение дня. У памирских растений отмечена полуденная депрессия фотосинтеза. Изучена зависимость фотосинтеза от температуры, освещенности, концентрации углекислоты и водного режима ассимилирующего листа. Наблюдения, проведенные на очень больших высотах (6000 м над ур. м.), привели к заключению, что жизнь высших растений на этих высотах невозможна даже в подходящих эдафических условиях, так как ассимиляция растений здесь может происходить только в некоторые дни и непродолжительное время. Опыты на Памире показали, что для поддержания высокой морозоустойчивости листа необходим активный фотосинтез.

Большой интерес представляют исследования дыхания высокогорных растений Памира (Семихатова, 1965). Показано, что, несмотря на крайне суровые условия высокогорий, здесь не формируется единый физиологический тип растений; как по интенсивности дыхания, так и по устойчивости дыхательного аппарата к высоким и низким температурам памирские растения резко отличаются друг от друга. Наблюдения над дыханием еще раз показали многообразие путей приспособления растений к экстре-

мальным условиям обитания. Выяснено также, что «большая способность к репарациям повреждений является специфической особенностью высокогорных растений, благодаря которой они могут вегетировать в условиях периодических утренних заморозков» (Семихатова, 1965 : 150).

В высокогорных условиях Памира велись исследования водного режима (Свешникова, 1962; Измайлова, 1969). Изучение ряда показателей водного режима (транспирация, оводненность листьев, осмотическое давление, водный дефицит и пр.) дает представление о водном балансе растений, его соответствии (или дисгармонии) с условиями внешней среды, а также о путях его регулирования. Интересен вывод, что по основным чертам водного режима растения Памира более сходны с растениями равнинных жарких пустынь, чем с растениями Альп (Свешникова, 1965).

Интересны наблюдения над углеводным обменом памирских растений на различных абсолютных высотах (Рейнус, 1965). Обнаружено, что в пределах области естественного распространения дикорастущих растений количество и соотношение углеводов в их листьях на разных высотах не изменяются. Вместе с тем перенесение типичных представителей высокогорной флоры в новые для них условия жизни связано с перестройкой углеводного обмена.

Нельзя не отметить тщательные многолетние исследования по биоморфологии и ритмике развития растений Памира. Особо следует выделить работы по морфологии и продолжительности жизни растений в экстремальных условиях (Стешенко, 1965, 1969). Для растений Памира характерны следующие биоморфологические особенности: сокращение до минимума роста побегов в длину, увеличение срока пребывания в ювенильном состоянии, повышенная способность к образованию придаточных корней, значительное увеличение возраста растений, сокращение глубины проникновения корневых систем и т. д.

Значительно меньше внимания уделялось ритмике развития растений и фитоценозов Памира. Однако и по этому вопросу имеются интересные обобщения (Ладыгина, 1960; Стешенко, 1965). Так, выяснено, что в этом районе у большинства видов растений ко времени ухода их в зиму почки возобновления сформированы, а с увеличением высоты над уровнем моря возрастает число спящих почек. Памирскими исследователями установлено, что при подъеме на каждые 400—500 м вегетация запаздывает на 12—15 дней; с увеличением абсолютной высоты происходит смещение фаз, сокращается фенологический цикл развития. Интересно, что для высокогорных пустынь характерно компактное, дружное вступление разных видов в ту или иную фазу развития.

Таким образом, на Памире проводились комплексные исследования жизнедеятельности высокогорных растений и получены существенные данные об адаптации растений к экстремальным условиям.

В высокогорьях Таджикистана, на Гиссарском хребте проводятся интересные эколого-физиологические наблюдения (Рахманина, 1962, и др.; Насыров, 1966, и др.). Исследования в этой высокогорной области можно разделить на два периода: в первый период изучение экологии высокогорной растительности проводилось методами классической экологии; в настоящий, второй период, исследования ведутся на разных уровнях, в том числе на уровне молекулярной биологии. В первый период особенно большое внимание уделялось изучению фотосинтеза и водного режима, а также теплоустойчивости клеток растений в различных высотных поясах высокогорья Гиссарского хребта. Многолетние исследования показали, что высокогорные растения этой области в целом характеризуются низкой интенсивностью фотосинтеза, что связано с холодным климатом и пониженной концентрацией углекислоты в атмосфере. Мезофиты субальпийских лугов обладают сравнительно высокой интенсивностью ассимиляции и транспирации. Самая высокая интенсивность фотосинтеза обнаружена у ксеромезофитов; растения с ксероморфной структурой характеризуются низкой транспирацией и низким фотосинтезом. Вообще фотосинтетический аппарат криофильных растений адаптирован к пониженным темпера-

турам. Теплоустойчивость протоплазмы эдификаторов субальпийского пояса Гиссарского хребта невысокая и соответствует температурным условиям их местообитания.

В настоящее время под руководством Ю. С. Насырова широко развернулись исследования по биохимии и физиологии растений и, в частности, по фотосинтезу и генетике хлоропластов. Объектами наблюдений являются высокогорные растения. В условиях Гиссарского высокогорья изучаются радиационный режим, фотосинтез, фиксация углерода, холодо- и теплостойкость, фотохимические и ферментативные реакции фотосинтеза у одних и тех же видов растений на различных абсолютных высотах. Большое внимание уделяется также выявлению экологических рас. Желательно проводить все эти исследования на общем фоне эколого-фитоценологических наблюдений.

Представляют интерес исследования ритмики развития растительного покрова в районе Анзобского перевала (Калеткина, 1961).

На Украинских Карпатах (полонина Пожижевская) сотрудниками Государственного природоведческого музея г. Львова под руководством К. А. Малиновского проводятся комплексные биогеоценологические исследования, которые включают подробное изучение экологических факторов, влияющих на процессы продуктивности (Коваленко и др., 1971). Получена информация о первичной и вторичной продуктивности, о напряженности радиационных и тепловых потоков, о балансах коротко- и длинноволновой радиации, ФАР, гидрологических режимах и других экологических факторах. Например, для таких характерных для Карпат формаций, как красноовсяницевая, белоусовая, еловая, горнососновая, приводятся данные по интегральной радиации, радиационному балансу, энергии ФАР, альбедо, гидрологическому режиму и т. д.

Не так давно в Казахстане, в Заилийском Алатау, начались эколого-физиологические исследования (Беденко и др., 1971). В результате изучения ассимиляционной деятельности, водного режима и окислительно-восстановительной активности растений на различных абсолютных высотах выяснилось, что с высотой метаболические процессы в растениях значительно усиливаются.

На Кавказе, в Армении на Арагацском стационаре ведутся исследования биологии и жизненных форм высокогорных растений (Восканян, 1966). Получены данные об адаптации растений к крайним высокогорным условиям Малого Кавказа.

На Северном Кавказе, в высокогорьях на территории Тебердинского заповедника, изучаются вопросы ритмики развития растений (Малышев, 1971; Храмцова, 1971). Показано, что альпийские растения приспосабливаются к короткому вегетационному периоду высокогорий путем морфогенетической перестройки малых циклов развития.

В Грузии, в центральной части Большого Кавказа, в субальпийском поясе в районе Казбеги, а также на Мамисонском перевале в субнивальном поясе проводятся комплексные эколого-физиологические и эколого-фитоценологические исследования (Нахуцришвили, 1971, 1972).

В результате многолетних исследований выявлены некоторые черты жизнедеятельности высокогорных растений, выясняются пути приспособления растений к оптимальным и экстремальным условиям. В частности, установлено, что относительно благоприятные климатические условия субальпийского пояса способствуют совместному поселению растений совершенно различных жизненных форм, в том числе и некоторых специализированных; в то же время почти все жизненные формы субнивального пояса являются специализированными и приспособлены не только к низкой температуре, но и к резко меняющимся метеорологическим условиям.

Выяснилось, что травянистые поликарпики являются основными жизненными формами субальпийской растительности этого массива. Здесь же наиболее широко распространены корневищные растения и меньше всего луковичные и клубнекорневые. Большинство исследованных видов относится к длительновегетирующим и очень малое число их — к коротковеге-

тирующим. Большинство видов субальпийских лугов являются летнезелеными. Только небольшое число видов относятся к летне-зимнезеленому феноритмотипу. Для субальпийских лугов характерна исключительная красочность сезонных аспектов. Полностью сформированная ярусность в ценозах отмечается лишь в среднелетней фазе развития (в середине июля). Как показали исследования на Кавказе, по ритмам развития растений и фитоценозов субнивальный пояс очень резко отличается от субальпийского. Возобновление вегетации в субнивальном поясе отмечается приблизительно на 1.5—2 месяца позже, чем в субальпийском. Степень различий между особями в ритмах развития и вместе с тем налегание их фенофаз особенно резко выражены на участках, испытывающих влияние снежного покрова, что объясняется разновременностью снеготаяния. Эта закономерность слабее всего выражена на склонах южной экспозиции, а также по гребням хребтов. В отличие от субальпийского пояса в субнивальном поясе наибольшее число цветущих видов отмечается в первой половине августа.

Наблюдения в высокогорьях Центрального Кавказа показали, что многообразие жизненных форм и феноритмотипов оказывает большое влияние на эколого-физиологические особенности высокогорных растений.

Фотосинтез растений субальпийского и субнивального поясов характеризуется как довольно высокими, так и средними и низкими показателями. В отличие от многих растений аридных и субаридных областей у высокогорных растений Центрального Кавказа дневная депрессия ассимиляционной способности выражена слабо. Световое насыщение фотосинтеза у разных видов растений различное. В субнивальном поясе уже при 20—21° (в отличие от субальпийских растений) начинается глубокая депрессия фотосинтеза; при этом ассимиляционная способность растений в полдень иногда падает до нуля. Зимнезеленые растения в зимнее время приблизительно в 5—10 раз снижают интенсивность ассимиляции.

В результате проведенного нами изучения показателей водного режима выяснилось, что водный баланс растений Центрального Кавказа в основном хорошо регулируется.

На основе изучения биоморфологии, ритмики развития, фотосинтеза, водного режима и участия в растительных сообществах различных видов растений сделана попытка выделения экобиоморф.

В настоящее время на Большом Кавказе ведутся исследования преимущественно по экологии растений в высокогорных экстремальных условиях. Наблюдения проводятся на очень больших высотах (свыше 3000 м над ур. м.) как летом, так и зимой.

В ближайшее время с целью получения более полной информации о сложных функциональных взаимоотношениях между живой и неживой природой в целом намечается проведение исследований уже на уровне биогеоценозов и экосистем. Для этого в субнивальном поясе Большого Кавказа начнутся наблюдения над таким сложным комплексом, как биоценоз и его экотоп. Намечается также значительно шире использовать в наших исследованиях новейшую аппаратуру.

Каждый из рассмотренных нами стационаров имеет свою специфическую целенаправленность исследований. На большинстве стационаров особенно широко изучаются фотосинтез, холодо- и теплоустойчивость растений, динамика сезонного развития растительности, а в некоторых высокогорьях (Колорадо) довольно подробно изучается и экотоп.

Как положительный момент нужно отметить, что в некоторых странах (Австрия, США) полевые экологические исследования сопровождаются также цитоэкологическими (водный режим, температура, тепло- и холодоустойчивость клеток) лабораторными экспериментами.

В заключение уместно поставить вопрос: имеются ли в настоящее время обобщающие, фундаментальные труды по экологии или экологической географии высокогорной растительности? После книги Шретера (1926) о жизни растений Альп, к сожалению, опубликовано лишь несколько обобщающих

работ по отдельным вопросам (Pisek, 1956, 1960а, б, 1972; Tranquillini, 1964; Walter, 1968, и некоторые другие).

Пизек (Pisek, 1956, 1960а, б, 1972) в своих работах по экологии альпийских и арктических растений касается исключительно водного режима и фотосинтеза. Транквилини (Tranquillini, 1964) довольно подробно характеризует экотопы высокогорий, в частности, приводит подробные сведения о температуре и влажности воздуха, осадках, солнечной радиации. Он рассматривает также такие важнейшие показатели жизнедеятельности растений, как фотосинтез и водный режим, приводит данные и делает обобщения о некоторых закономерностях развития (фенологии) растений в крайних условиях.

Сводку иного характера по экологии альпийской растительности мы находим в фундаментальной книге Вальтера (Walter, 1968). В отличие от предыдущих исследователей, он в первую очередь устанавливает закономерности распределения и распространения высокогорной растительности, описывает растительные сообщества альпийского пояса и уже на этом фоне дает экофизиологическую характеристику высокогорных растений и фитоценозов. Приводятся также интересные сведения по ритмике развития альпийской растительности.

Из новейшей литературы особо следует отметить сборник «Экология ландшафта высокогорий Евразии», вышедший под редакцией немецкого фитоэколога и географа Тролля (Troll, 1972). В нем содержатся статьи 20 авторов по геологии, географии, фитосоциологии и экологии растений высокогорий различных ботанико-географических областей Евразии.

Следует отметить, что вопросы экологии высокогорных растений и фитоценозов изучены недостаточно. В сети существующих высокогорных стационаров только единичные достаточно оснащены в соответствии с современным научно-техническим уровнем; еще слабо применяется новейшая аппаратура, климакамеры, фитотроны. Большинство исследований не выходит за пределы классической экологии. Существенным недостатком, в отличие от исследования экосистем пустынь и лесов, следует считать слабую изученность вопросов экологии на уровне биогеоценозов и экосистем. Это обстоятельство не позволяет получить достаточно полную информацию о сложных функциональных взаимоотношениях между растениями и средой.

Мы считаем также, что необходимо развивать исследования объектов, являющихся общими для разных высокогорных и арктических районов.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. И. (1924). Дневной ход ассимиляции у горных растений в зависимости от обитания. Бюлл. САГУ, 7. — Баранов П. А. (1940). Проблемы крайних условий среды в разрешении вопросов освоения новых территорий. Растение и среда. — Беденко В. П., Л. Ф. Белослюдова, Л. И. Киселева, Р. И. Шокова. (1971). К эколого-физиологической характеристике некоторых горных растений. Бот. ж., 56, 5. — Благовещенский А. В. (1923). Осмотическое давление у горных растений. Бюлл. САГУ, 3. — Благовещенский А. В., В. Г. Тощевикова. (1923—1924). Исследования над водным балансом у горных растений. Бюлл. САГУ, 6. — Вознесенский В. Л., О. В. Заленский, О. А. Семихатова. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. — Восканян В. Е. (1966). О некоторых биологических особенностях растений верхней части альпийского пояса горы Арагац. Бот. ж., 51. 2. — Глаголева Т. А., Л. А. Филиппова. (1965). Особенности фотосинтеза растений в условиях высокогорий Памира. Пробл. бот., VII. — Заленский О. В. (1961). Потенциальная интенсивность фотосинтеза наземных растений различных ботанико-географических зон СССР. Тез. докл. сессии общ. собр. Отд. общ. биол. АН СССР. — Измайлова Н. Н. (1969). Водный режим растений альпийского пояса Восточного Памира. Автореф. дисс. — Калеткина Н. Г. (1961). Динамика развития растительного покрова в районе Анзобского перевала (Гиссарский хребет). Тез. докл. Душанб. совещ. по пробл. биокомплексов аридных районов СССР. — Коваленко А. П., В. Г. Колищук, К. А. Малиновский, Т. В. Чвак, А. И. Шевчук. (1971). Высокогорный станционар в Карпатах. В сб.: Очередные задачи биогеоценологии и итоги работ биогеоценологических стационаров. — Культиасов И. М. (1951). Особенности экологии альпийских растений Западного Тянь-Шаня. Диссерт. М.—Ладыгина Г. М. (1960). О высот-

ном распределении и некоторых вопросах динамики пустынь Горно-Бадахшанской Автономной области. Пробл. бот., V. — Малышев А. А. (1971). Изменение темпов и ритмов развития многолетних поликарпических растений на разной высоте в условиях влажных высокогорий. Бот. ж., 57, 9. — Наринян С. Г. (1948). О сезонной динамике альпийских ковров Арагаца. Докл. Арм. АН СССР, 9, 4. — Наринян С. Г. (1960). К экологии и фенологии альпийских ковров на горе Арагац. Пробл. бот., V. — Насыров Ю. С. (1966). Фотосинтез растений вертикальных поясов Таджикистана и пути повышения его продуктивности. Автореф. докт. дисс. — Насыров Ю. С., К. П. Рахманина. (1965). Фотосинтез и водный режим растений Гиссарского высокогорья. Пробл. бот., VII. — Нахуцришвили Г. Ш. (1971). Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа — водный режим. — Нахуцришвили Г. Ш. (1972). Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Автореф. докт. дисс. — Райкова И. А. (1930). Растительные ландшафты Памира. Тр. САГУ, сер. VIII в, Ботаника, 12. — Рахманина К. П. (1962). Водный режим эдификаторов и сопутствующих видов низкотравных полусаванн. В сб.: Физиология травянистых растений, II. — Рейнус Р. М. (1965). Изменения углеводного обмена растений в зависимости от высоты их местообитания над уровнем моря. Пробл. бот., VII. — Свешникова В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. — Свешникова В. М. (1965). Основные черты водного режима растений высокогорных пустынь Памира. Пробл. бот., VII. — Семихатова О. А. (1965). О дыхании высокогорных растений. Пробл. бот., VII. — Стешенко А. П. (1965). Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира. Пробл. бот., VII. — Стешенко А. П. (1969). Особенности строения подземных органов растений предельных высот произрастания на Памире. Пробл. бот., XI. — Храмцова Н. Ф. (1971). Ритм развития грузинско-мятликовых ассоциаций на Западном Кавказе в связи с высотой над уровнем моря. Бот. ж., 56, 8. — Billings D., E. Glebsch, M. Mooney. (1961). Effect of low concentrations of carbon dioxide on photosynthesis rates of two races of *Oxyria*. Science, 133. — Billings D., H. A. Mooney. (1963). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. rev., 43, 4. — Billings D., H. A. Mooney. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc., 43, 4. — Bliss L. (1960). Transpiration rates of arctic and alpine shrubs. Ecology, 41, 2. — Bliss L., E. Hadley. (1964). Photosynthesis and respiration of alpine lichens. Amer. J. Bot., 51, 8. — Bonnier G. (1895). Recherches experimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Ann. Sci. Nat. (Bot.), Sér. 7, 20. — Cartellieri E. (1940). Über Transpiration und Kohlensäureassimilation an einem hochalpinen Standort. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 143, 3. — Chodat R. (1915). Le jardin alpin et le Laboratoire de biologie alpine de la «Linnaea» à Bourg St. Pierre. — Gates D., R. Janke. (1966). The energy environment of the alpine tundra. Oecologia Plant., 1. — Gigon A. (1971). Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. — Hadley E. B., L. C. Bliss. (1964). Energy relationships on alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. Ecol. Monographs, 34, 4. — Hedberg O. (1963). Ecologisk specialisiering in den afroalpina flora. Svensk Naturvetenskap, 16. — Hedberg O. (1964a). Etudes écologiques de la flore afroalpine. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, 97. — Hedberg O. (1964б). Afroalpine plant ecology. — Henrici M. (1921). Zweigipfelige Assimilationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten. Verhandl. naturforsch. Ges. Basel, 32. — Holway J., B. Ward. (1963). Snow and melt water effects in an area Colorado alpine. Amer. Midland Naturalist, 69. — Holway J., B. Ward. (1965). Phenology of alpine plants in northern Colorado. Ecology, 46, 1—2. — Kerner A. (1891). Pflanzenleben, II. — Knapp R. (1958). Untersuchungen über die Entwicklung der Pflanzen nach dem Abschmelzen des Schnees in den Alpen. Ber. Beyer. Bot. Ges., 32. — Lange O. (1962). Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 75, 9. — Lüdi W. (1921). Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentals und ihre Succesion. Beitr. geobot. Landesaufnahme, 9, 55. — Pisek A. (1956). Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten. Handb. Pflanzenphysiol., III. — Pisek A. (1960a). Die Photosynthese der Immergrünen Ruhlands. Handb. Pflanzenphysiol., V. — Pisek A. (1960б). Pflanzen der Arktis und des Hochgebirges. Handb. Pflanzenphysiol., V. — Pisek A. (1963). Zur Kenntnis der Temperaturabhängigkeit der Netto-Assimilation von Samenpflanzen. Mitteilung floristisch-soziolog. Arbeits, 10. — Pisek A. (1972). Zur Geschichte der experimentellen Ökologie. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 7/8. — Pisek A., E. Cartellieri. (1934). Alpine Zwergsträucher, III. Jahrb. Wiss. Bot., 79. — Pisek A., W. Larcher, R. Unterholzner. (1967). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. Flora, 157. — Pisek A., W. Larcher, J. Pack, R. Unterholzner. (1968). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter. Flora, B, 158. — Rübel E. (1922). Geobotanische Untersuchungsmethoden. — Rübel E. (1925). Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3. — Sakai A., R. Otsuka. (1970). Freezing resistance of alpine plants. Ecology, 51, 4. — Salisbury F., G. Spomer. (1964). Leaf temperature of alpine plants in the field. Planta, 60, 5. — Schroeter C. (1909, 1926). Das Pflanzenleben der Alpen. — Schwarz W. (1971). Das Photosynthesvermögen einiger Immergrüner während des Winters und seine Reaktivierungsgeschwindig-

keit nach scharfen Frösten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 10. — Scott D., D. Billings. (1964). Effects of environmental factors on sanding crop and productivity of an alpine tundra. Ecol. Monogr., 34. — Scott D., K. Hillier, D. Billings. (1970). Correlation of CO_2 exchange with moisture regime and light in some Wyoming subalpine meadow species. Ecology, 51 (4). — Senn G. (1922). Untersuchungen über die Physiologie der Alpenpflanzen. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., II. — Tranquillini W. (1964). The physiology of plants of high altitudes. Ann. rev. plant physiol., 15. — Troll C. (Redactor). (1972). Landschaftsökologie der Hochgebirge Eurasiens. — Wagner A. (1892). Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und diesen biologischen Bedeutung. Sitz.-Ber. Wiener Akad., CL, 1. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde in ökophysiologischen Betrachtung. — Walter H., E. Medina. (1969). Die Bodentemperatur als ausschlagsgebende Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufen in den Anden Venezuelas. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 82, 3/4.

Институт ботаники Академии наук
Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

Получено 22 VI 1973.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75 (479)

А. И. Галушко

БОТАНИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА, ПОДЛЕЖАЩИЕ ОХРАНЕ

A. I. GALUSHKO. BOTANICAL OBJECTS OF THE CENTRAL CAUCASUS LIABLE TO CONSERVATION

В статье рассматриваются проблемы охраны ботанических объектов Центрального Кавказа. Приводятся списки эндемичных видов, видов locus classicus которых находится в исследуемом районе, и прочих видов, нуждающихся в строгой охране; отмечаются места локализации конкретных таксонов, а также места, где тот или иной вид подвержен интенсивному уничтожению. Выделяются территории — природные резервации — и ставится вопрос об их заповедовании.

Вопросы охраны природы привлекают все большее внимание. Это вызвано серьезным положением, складывающимся в биосфере, угрозой оскудения биологических ресурсов и изменениями среды обитания человека. Большим шагом вперед являются мероприятия по линии ЮНЕСКО, принятие Закона об охране природы в РСФСР и других союзных республиках, введение специальных курсов в вузах, издание тематических сборников, учебников, проведение тематических конференций, особенно совещаний, организуемых Ботаническим институтом АН СССР и Всесоюзным ботаническим обществом. Все эти мероприятия в общем правильно ориентируют научные силы страны. Но они недостаточны. Большинство публикаций и выступлений, несмотря на их важность, все еще носят недостаточно конкретный характер и нередко строятся на общих рассуждениях. Исчезают же и виды, и луга, и леса не вообще, а конкретные виды и конкретные ценозы и исчезают в определенных местах. Не следует забывать, что состояние флоры и растительности в различных районах СССР неодинаково, что критическая ситуация возникает не повсеместно, что один и тот же вид на одних территориях может нуждаться в охране, а на других не нуждаться. Чтобы усилия биологов сделать более эффективными и от слов переходить к делу, что вытекает из решений Верховного Совета СССР «О мерах по дальнейшему улучшению охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов» (1972), необходимы глубокие, точные и всесторонние данные о различных территориях, видах и ценозах. Время не ждет: девять лет назад в окрестностях с. Эльбрус, в Кабардино-Балкарии, автор этой статьи впервые на Большом Кавказе нашел вид рода *Cicer* L., оказавшийся новым. Рос этот вид на осыпях и, казалось, ему ничто не угрожало. Но летом 1972 г. *Cicer balcaricum* Galushko на этих осыпях найти не удалось — все было стравлено козами. Возможно, что где-нибудь в верховьях Баксана этот вид еще сохранился, если нет, то его гибель — большая потеря. *C. balcaricum* — многолетнее, неприхотливое растение, дает большой урожай семян и зеленой массы; он пригоден для селекции, для закрепления склонов, осыпей, освоения галечников, не говоря о том,

что исключительно ценен как объект (и документ) при изучении истории флоры, климатов и территории Кавказского перешейка. Это произошло в окрестностях Эльбруса, на наиболее оберегаемом участке. Аналогичное положение наблюдается и в других областях Северного Кавказа. Угрожающая обстановка сложилась, например, в Дагестане, в Северной Осетии, отчасти в Чечено-Ингушетии. В Восточном Кавказе подобно *C. balcaricum* исчез *Erysimum babadagensis* Prima, три года назад собранный В. М. Примой на Бабадаге. Не исключено, что и этот вид также исчез бесследно; во всяком случае там, где были его заросли, где Прима собрал материал, никаких следов его не осталось. А ведь такие изолированные горные массивы, как Бабадаг, Тфандаг и другие, почти ничего не могут дать для животноводства в качестве пастбищ из-за их скудной растительности, но очень ценны в ботаническом отношении. Сложившуюся обстановку надо изменить незамедлительно. Пусть не везде все так мрачно, но перед нами зловещие примеры. Подобные факты, и даже худшие, имеются в других местах. Особенно их много за пределами нашей страны. Чтобы помешать исчезновению растений, необходимо выявить все виды, над которыми нависла угроза. Ради этого Международным союзом охраны природы и природных ресурсов (МСОП) издается «Red Data Book», этим вопросам у нас были посвящены заседания четвертой сессии Верховного Совета СССР восьмого созыва (1972 г.). Но, повторяю, без глубоких региональных исследований невозможно выявить объекты и территории, где существует угроза исчезновения видов растений, невозможно сделать четкие предложения относительно того, — что, где и как следует охранять. Полученные данные должны быть правильными и конкретными. Немного принесут пользы рекомендации типа: «Необходимо упорядочить рубку в пригородной зоне, в парках и на улице» (Османова, 1971). Столь же бесполезно утверждение (приводимое в доказательство целесообразности организации заповедника в верховьях р. Черека), что в верховьях этой реки обитают *Ranunculus balkharicus* N. Busch, *Pedicularis balkharica* E. Busch, *Trisetum buschianum* Sered., *Rosa kossii* Galushko, *R. prokhanovii* Galushko (Голицын и Подъяпольский, 1971). Четыре вида из указанных пяти в верховьях Черека вовсе не встречаются: первые два — растения Скалистого хребта, последние — обитают в долине Чегема, т. е. в другом районе. Таким образом, организация заповедника в верховьях Черека Балкарского перечисленные виды не спасет.

Первое, что требуется и о чем уже говорилось (Лавренко и Семенова-Тян-Шанская, 1969), — это приступить к полной, подлинно научной, продуманной инвентаризации флоры наиболее эксплуатируемых и наиболее населенных территорий страны, инвентаризации, охватывающей все растения, как высшие, так и низшие, составление карт их ареалов и подготовка аннотированных списков растений, которые по разным причинам находятся под угрозой уничтожения.

К числу видов, нуждающихся в строгой охране, помимо категорий, установленных для «Red Data Book», т. е. видов исчезающих, редких, сокращающих свой ареал и неопределенных, т. е. видов, положение которых в природе неясно (Банников, 1972), а также групп, указанных в программе-инструкции по организации охраны ботанических объектов (Лавренко и Семенова-Тян-Шанская, 1969), мы считаем обязательным причислить все без исключения региональные, особенно узкорегиональные эндемики, в каком бы положении они ни находились. Это позволит обеспечить сохранность эндемичных видов, которые невозможно сохранить ни в каком районе, кроме того, где они обитают. Сюда же следует отнести и виды, классические местонахождения которых находятся в исследуемом районе. Учет и охрана этих видов имеют важное научное значение. Не менее существенно обеспечить охрану реликтов, предварительно установив, какие таксоны для данной территории являются реликтами — речь идет о региональных географических реликтах. Сказанное относится и к систематическим реликтам. Особого внимания заслуживают островные и пограничные местонахождения последних, равно как и реликтовых ценозов, без

чего немыслимы никакие флорогенетические, палеоклиматические и палеогеографические исследования, никакие прогнозы (Галушко, 1966). Все эти виды должны быть включены в список объектов, подлежащих охране, независимо от того, полезны они в хозяйственном отношении, бесполезны или даже вредны.

Важно установить также виды, подвергающиеся систематическому уничтожению вследствие их интенсивного хозяйственного использования, особенно виды лекарственные типа *Adonis vernalis* L. на Северном Кавказе, кормовые и декоративные типа *Primula woronowii* Losinsk. и эндемичных видов *Galanthus* в Кабардино-Балкарии. Все они по номенклатуре «Red Data Book» относятся к трем первым категориям. Судьба этих видов, как и судьба эндемиков и реликтов, для человека небезразлична. Что касается отмеченных видов *Adonis*, *Primula* и *Galanthus*, то они в указанных областях практически истреблены.

Что можно рекомендовать для сохранения исчезающих растений? Исходя из некоторого накопленного опыта, можно утверждать, что здесь недостаточно ни инвентаризации, ни составления карт ареалов, ни простого запрета рубок, пастьбы скота, заготовки живых растений. Будучи редкими растениями, эндемики и реликты, обладая нередко микроареалами, могут погибнуть по не зависящим от человека причинам. Поэтому, помимо запрета, который, конечно, обязателен, необходимо организовать подсев семян этих растений в соответствующих местах, в границах их естественных ареалов, организовать рассылку семян и вообще посадочного материала по ботаническим учреждениям мира, создать соответствующие коллекции в краеведческих ботанических садах, в ботанических садах вузов.

Что касается растений, уничтожаемых человеком вследствие их полезности, то здесь требуется создание специализированных хозяйств, где эти растения можно было бы выращивать в коммерческих целях. Разумеется, необходим полный запрет заготовок растительного сырья в природе. Естественное возобновление в условиях конкуренции растений — процесс чрезвычайно трудный и медленный, а порою он и невозможен, поэтому прочие меры охраны, исключающие названные, будут неэффективными.

Параллельно с исследованиями флоры Центрального Кавказа мною была предпринята попытка выявить все виды, находящиеся под угрозой уничтожения, установить ареалы эндемичных и реликтовых видов, наметить территории, наиболее богатые этими видами — своеобразные природные резервации. Полагаю, что полученные данные могут оказаться полезными как при подготовке советской «Red Data Book» (а такую книгу следует издать обязательно и уже в ближайшие годы), так и для разработки специальных мер по охране ботанических объектов всего Кавказа.

В приводимые списки не включены виды, более или менее обычные в нашем районе, независимо от их важности. Многие из них требуют охраны, но лишь с целью создания благоприятных условий для расширения существующих насаждений. Это *Fagus orientalis* Lipsky, *Pinus sosnowskyi* Nakai, *Acer trautvetteri* Medw. и др.

Строжайшей охране, повсеместно или в какой-либо части Центрального Кавказа, подлежат:

Эндемики

Astragalus tschegemensis Galushko — в районе с. Верхний Чегем. **Campanula besenginica* Fomin — в районе ледника Безенги.[1] *C. foliosa* Galushko — по р. Хызны-Су, в области Скалистого хребта. **C. kirpicznikovii* Fed. — по р. Чегем, в районе водопадов. *C. nefedovii* Galushko — в ближайших окрестностях Эльбруса, район Джалы-Су. *C. siegizmundii* — по всей области Скалистого хребта, особенно по рр. Черек Балкарский (loc. class.) и Сукан-Су. *Cephalaria balkharica* E. Busch — в высокогорьях

[1] Одной звездочкой отмечены виды с суперстенохорным ареалом, двумя звездочками — виды, имеющие относительно большой ареал, но в пределах его встречающиеся редко.

Балкарии, особенно в области Скалистого хребта. **Cicer balcaricum* Galushko — в верховьях Баксана, в районе с. Эльбрус. **Cotoneaster nefedovii* Galushko — на южных склонах Бештау. ***Daphne baksanica* Pobed. — по Баксану, в районе с. Былым. *Dianthus jaroslavii* Galushko — по Чегему и Баксану (в области аридных котловин), но особенно в окрестностях с. Верхний Чегем, по Джиг лы-Су (loc. class.). *Euphorbia buschiana* Grossh. — в высокогорьях, между рр. Хызны-Су и Чегемом (ледник Кулак) и в области Скалистого хребта по р. Хызны-Су. ***E. meyeriana* Galushko — в области Скалистого хребта, от Малки до Кумбаши, особенно по Хасауту (loc. class.). *E. baxanica* Galushko — по Баксану, в области Скалистого хребта.

Galanthus angustifolius Koss — в восточных районах Кабардино-Балкарии, особенно в loc. class. Опасности уничтожения нет. *G. bortkewitschianus* Koss — в восточных районах Кабардино-Балкарии, особенно по р. Каменка и в районе с. Ново-Ивановка. *Galium elbrussicum* Pobed. — в ближайших окрестностях Эльбруса, особенно в верховьях Баксана (loc. class.). *G. valentiniae* Galushko — между р. Хызны-Су и Эльбрусом, но особенно в верховьях Хызны-Су, на моренах ледников. *Gentiana lipskyi* Kusn. — в верховьях Черека Балкарского и Черека Безенгийского, особенно на водоразделе между ними (loc. class.). **Juncus elbrusicus* Galushko — в Северном Предэльбрусье, главным образом в южной части Бечасынского плато и у Северного подножья Эльбруса (Сурхский луг). **Jurinea dolomitica* Galushko — по Чегему, на доломитах и юрских известняках, особенно в районе с. Верхний Чегем и в теснине Су-Аузу, где еще более редок. **Linaria baxanensis* Galushko — по Баксану, в среднегорном поясе, главным образом в районе Былымской аридной котловины (район Былыма и нижняя часть р. Гижгит). *Papaver lisae* N. Busch — по всему ареалу в области Скалистого хребта, от Баксано-Малкинского водораздела до р. Урух. Наибольшая опасность уничтожения существует по р. Хызны-Су. *Psephellus prokhanovii* Galushko — в области Скалистого хребта, между рр. Сукан-Су и Хызны-Су. **Ranunculus suukensis* N. Busch на Скалистом хребте, между Череком Безенгийским и Череком Балкарским (loc. class.). **Rosa adenophylla* Galushko — в верховьях Баксана, между 1500 и 2000 м над ур. м. Исчезновение данного вида в связи с застройкой долины Баксана очень вероятно. Необходим сбор семян и размножение в ботанических садах. **R. dolichocarpa* Galushko — на г. Развалка, участок «Вечной мерзлоты». Необходимо введение в культуру. **R. kossii* Galushko — по Чегему, в районе с. Актопрак.**R. obtegens* Galushko — в верховьях Баксана, между с. Верхний Баксан и Эльбрусом. Как и *R. adenophylla*, требует особой охраны. *R. tchegemensis* Galushko — в верховьях Чегема, ниже с. Верхний Чегем. Опасность уничтожения очень велика. *R. valentiniae* Galushko — по Баксану (Гижгит) и Чегему (Актопракская котловина). Гижгитское местонахождение затоплено. *R. uniflora* Galushko — по р. Малка, в районе Лахранов. **Saxifraga carinata* Oetting. — в верховьях Черека Балкарского, урочище Штулу (р. Митен-Су). Нуждается в строгой охране и размножении. Возобновляется с трудом. *S. dinnikii* Schmalh. — в области Скалистого хребта, от Баксано-Малкинского водораздела до р. Урух, особенно по рр. Сукан-Су и Черек Безенгийский, где растет у самой дороги. ***Scutellaria paradoxa* Galushko — в верховьях Баксана, между устьем Гижгита и с. Верхний Баксан, особенно в окрестностях последнего. **Senecio buschianus* Sosn. — на Скалистом хребте, в междуречье Черека Безенгийского и Черека Балкарского. ***Stelleropsis caucasicus* Pobed. — по всему Скалистому хребту, между г. Кумбаши и р. Чегем, особенно по рр. Хасаут и Чегем (окрестности с. Верхний Чегем). Всюду редок. Возобновляется с трудом. Возможность уничтожения очень велика. *Thymus pastoralis* Iljin — в районе Кисловодска.

Виды неэндемичные, классическое местонахождение которых находится на территории западной части Центрального Кавказа

Подлежат охране в loc. class. или по всей территории.

Aconitum cymbulatum (Rupr.) Trautv. — в районе Эльбруса. *Alchemilla languida* Buser — в окрестностях Кисловодска (loc. class.) и на Бештау. *A. tephroserica* Buser — в окрестностях Кисловодска. *Alyssum trichostachyum* Rupr. — в Кисловодске и по р. Хасаут. ** *Androsace raddeana* Somm. et Lev. — по всему подножью Эльбруса. *Apterigia pumila* (Stev.) Galushko — у северного подножья Эльбруса. *Asperula biebersteinii* Krecz. — на г. Машук (г. Горячая). *A. cristata* (Somm. et Lev.) Krecz. — в районе Эльбруса. **A. gracilis* C. A. Mey. — северное подножье Эльбруса. *A. molluginoides* (Bieb.) Reichenb. — в окрестностях Кисловодска. *A. pedicellata* Klok. — на Бештау. *Asphodeline tenuior* (Fisch.) Ledeb. — по всему ареалу, но особенно на Бештау, где встречается исключительно редко. Нередок в Кисловодске. Необходимы подсев и размножение в ботанических садах. *Astragalus brachycarpus* Bieb. — на г. Бештау и по Баксану, в районе с. Эльбрус, где распространена несколько отличная форма. *A. demetri* Charadze — в окрестностях Кисловодска. *A. interpositus* Boriss. — в районе с. Безенги. *A. lasioglottis* Stev. — в районе Кисловодска. *Asyneuma campanuloides* (Bieb.) Bornm. — в районе Кисловодска, г. Бештау. *Axyris caucasica* (Somm. et Lev.) Lipsky — в районе с. Эльбрус. *Campanula saxifraga* Bieb. — на Бештау, где растет лишь у самой вершины на скалах, в количестве 10—15 экземпляров, так что легко может быть уничтожен. **Centaurea willdenowii* Czer. — по Хызны-Су. *Cerastium meyerianum* Rupr. — на Бештау. *C. undulatifolium* Somm. et Lev. — в окрестностях Эльбруса. *Cirsium arachnoideum* (Bieb.) Bieb. — на Бештау. *Colpodium humile* (Bieb.) Griseb. — на Бештау. *Corydalis emanuelii* C. A. Mey. — у северного подножья Эльбруса. *Crepis caucasigena* Czer. — в Балкарии, по р. Рцывашки. *Daphne glomerata* Lam. — Предэльбрусье (рр. Хасаут, Баксан). *Delphinium dasycarpum* Stev. ex DC. — окрестности Кисловодска, г. Бештау. *D. megalanthum* Nevski — в восточных районах КБАССР, особенно в районе ледника Безенги (loc. class.) и по р. Хызны-Су, где представлен различными формами, интересными в декоративном отношении. *Dentaria bipinnata* C. A. Mey. — северное Предэльбрусье и Эльбрус. **Dianthus bicolor* Adam — в окрестностях гор. Минеральные Воды. *D. elbrusensis* Charadze — в верховьях Баксана (р. Ирик). *D. fragrans* Adam — в районе Пятигорска (loc. class.) и Кисловодска. *Dictamnus caucasicus* Fisch. et Mey. — на Бештау (loc. class.). *Doronicum macrophyllum* Fisch. — на Бештау и Джинальском хребте. *Draba ellisabethae* N. Busch — г. Кизил-Кая, в районе Хуламского перевала. *D. longisiliqua* Schmalh. — по Сукан-Су (loc. class.) и Чегему. *Erysimum meyerianum* (Rupr.) N. Busch — в окрестностях с. Эльбрус. *E. leptostylum* DC. — на Бештау. *Eunomia rotundifolia* C. A. Mey. — северное подножье Эльбруса. ***Euonymus nana* Bieb. — в окрестностях Пятигорска. Вид очень редкий, требуется размножение в loc. class. *Euphorbia condylocarpa* Bieb. — в районе Пятигорска (loc. class). Заслуживают охраны популяции из с. Гунделен. *Echinops viridifolius* Iljin — на Машуке. ***Fritillaria caucasica* Adams — по всему району, особенно на Машуке (гора Горячая) и Бештау. В классическом месте (гора Машук) почти уничтожен. Необходим сбор семян и подсев. *Galium valantioides* Bieb. — в окрестностях Кисловодска. *Gentiana biebersteinii* Bunge — в горах Пятигорья. *G. dechyana* Somm. et Lev. — повсеместно у подножья Эльбруса. ***G. lipskyi* Kusn. — в Балкарии, район перевала Хуламвцек (loc. class.). *Gypsophila globulosa* Stev. ex Bess. — по всему району, но особенно в окрестностях Пятигорска (loc. class.) и Кисловодска, *G. acutifolia* Fisch. — окрестности Кисловодска (район горы Кольцо). *Hablitzia tamnoides* Bieb. — окрестности Пятигорска (гора Машук). *Heracleum asperum* Bieb. — на Бештау. *H. chorodanum* (Hoffm.) DC. — в окрестностях Кисловодска. *Iris marschalliana* Bobr. —

по всему району, особенно в окрестностях Кисловодска и на Бештау. В обоих пунктах редок. *I. notha* Bieb. — в окрестностях Пятигорска, особенно на Бештау. *Lathyrus miniatus* Bieb. ex Stev. — на Бештау. *Muscari coeruleum* Losinsk. — в Балкарии (Сукан-Су). *Nepeta czegemensis* Pojark. — в районе с. Актопрак, по Чегему. *Onobrychis inermis* Stev. — в окрестностях Пятигорска. *O. vassilczenkoi* Grossh. — на Бештау и Машуке. *Ornithogalum arcuatum* Stev. — на Бештау. *O. magnum* Krasch. et Schischk. — в лесах Бештау и Машука. *Papaver bracteatum* Lindl. — повсеместно, особенно на горах Бештау (loc. class.), Шелудивой и Змейке. Во всех местах, как и на Терском хребте в Малой Кабарде и далее в Чечено-Ингушетии, встречается редко. Будучи красиво цветущим растением, систематически уничтожается. В охране нуждается на протяжении всего ареала. *Pedicularis wilhelmsiana* Fisch. ex Bieb. — на Бештау. *Petrocoma hoefftiana* (Fisch.) Rupr. — в долинах рек Кисловодского плато, особенно по Хасауту, и в окрестностях Кисловодска (р. Березовка). Всюду очень редок. В районе Чегемских водопадов распространена var. *rosea* Galushko, а по Череку Безенгийскому — var. *glabra* Galushko. Оба пункта loc. class. *Physochlaina orientalis* (Bieb.) G. Don — по всему району, особенно на Бештау и в окрестностях Кисловодска. ***Poa caucasica* Trin.— в Северном Предэльбрусье (верховья р. Ингушли). *Podospermum meyeri* C. Koch — на склонах Эльбруса, особенно у северного подножья (р. Малка). *Polygala sosnowskyi* Kem.-Nat. — в окрестностях Кисловодска (loc. class.) и в Былымской аридной котловине, где довольно обычен. *Primula meyeri* Rupr. — в окрестностях Эльбруса, особенно у северного подножья, на перевале Кыртык-Ауш и у Нового Кругозора. *P. ruprechtii* Kusn. — в Северном Предэльбрусье, особенно в южной части Бечасынского плато, по р. Харбаз (loc. class.). *Psephellus ciscaucasicus* (Sosn.) Sosn. — в окрестностях Кисловодска и по р. Гижгит. *P. leucophyllus* (Bieb.) C. A. Mey. — в окрестностях Пятигорска. *Ranunculus caucasicus* Bieb. — на Бештау. ***Rhinanthus schischkinii* Vass. — в Балкарии (Кель-Баши). *Roegneria buschiana* (Roshev.) Nevski — в верховьях Баксана (Адыл-Су и Ирик). *Rosa brotherorum* Chrshan. — в верховьях Черека Безенгийского. *R. pulverulenta* Bieb. — в окрестностях Кисловодска. *Scabiosa caucasica* Bieb. — в окрестностях Кисловодска. *Scutellaria polyodon* Juz. — в окрестностях Кисловодска. *Scorzonera biebersteinii* Lipsch. — в окрестностях Пятигорска. ***Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. — в окрестностях Кисловодска и на Бештау. *S. petraeum* Bieb. — в окрестностях Кисловодска, Хасаут, Эльбрус. *Silene lychnidea* C. A. Mey. — подножье Эльбруса. *S. supina* Bieb. — в окрестностях Пятигорска (горы Машук и Горячая). *Sisymbrium lipskyi* N. Busch — в Балкарии (Хуламский перевал). *Solanum pseudopersicum* Pojark. — на Машуке. *Symphyandra pendula* (Bieb.) A. DC. — на Машуке (loc. class.), Бештау. *Taraxacum tenuisectum* Somm. et Lev. — повсеместно в районе Эльбруса. *Thymus lipskyi* Klok. et Shost. — в верховьях Черека Безенгийского. *Th. pseudopulegioides* Klok. et Shost. — на горе Бермамыт. *Trifolium elisabethae* Grossh. — повсеместно в Восточной Балкарии. *Vicia caucasica* Ekvtim. — в верховьях Чегема (Башиль-Ауз-Су). *V. truncatula* Fisch.— на Бештау, где встречается редко. **Viola meyeriana* Klok. — подножье Эльбруса (верховья Малки). *V. vespertina* Klok. — в окрестностях Нальчика.

Прочие виды

К числу прочих относятся все редкие виды, по тем или иным причинам нуждающиеся в охране. Среди них есть реликты и не реликты, виды, известные из одного-двух пунктов, а также перспективные для использования в различных хозяйственных целях, но встречающиеся очень редко, так что любая их заготовка равносильна прямому уничтожению. Все эти виды нуждаются не только в обычной охране, но и в размножении на месте (loc. nat.), в ботанических садах или соответствующих хозяйствах.

Abies nordmanniana* (Stev.) Spach — в верховьях Черека Балкарского, по р. Тютюн-Су (если там еще сохранился хотя бы один экземпляр). *Acantholimon glumaceum* (Jaub. et Spach) Boiss. — Верхняя Балкария (нахождение данного вида в Балкарии требует подтверждения). *Adonis vernalis* L. — по всему Пятигорью. Необходимо запретить всякую заготовку, в противном случае вид будет полностью уничтожен. *Argyrolobium calycinum* (Bieb.) Jaub. et Spach — в окрестностях Кисловодска, на склонах Боргустанского и Джинальского хребтов. *Androsace albana* Stev. — по Череку Балкарскому, в урочище Штулу. *Anetilla aurea* Galushko — по р. Баксан, район оз. Донгуз-Орун. ***Anthericum ramosum* L. — в окрестностях Кисловодска, по склонам Боргустанского и Джинальского хребтов, особенно в районе горы Медведки. ***Arabis caucasica* Willd. — по Хызны-Су, на морене ледника. ***Angelica sylvestris* L. — по Баксану. ***Arctostaphylos caucasica* Lipsch. — на Бермамыте и в ущелье Сукан-Су, в области Скалистого хребта. *Astragalus calycinus* Bieb. — по Баксану, в районе с. Былым. *A. humilis* Bieb. — по Баксану в пределах семиаридного района. ***Atropa caucasica* Kreyer — р. Нальчик, в окрестностях с. Белая речка. *Betula raddeana* Trautv. — по Кара-Су Безенгийскому, в верховьях Нальчика и Шалушки. *Campanula lactiflora* Bieb. — р. Хызны-Су (в районе с. Ташлы-Тала) и в верховьях Черека Балкарского (Штулу). ***Caragana grandiflora* (Bieb.) DC. — в окрестностях Кисловодска (здесь исключительно редок) и по Чегему, в районе Актопрака. *Centaurea meotica* Klok. — на Терском и Сунженском хребтах. *Cephalaria dagestanica* Bobr. — повсеместно, особенно в районе с. Верхний Чегем. *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotzki — в окрестностях Кисловодска (склон Боргустанского хребта). ***Clematis vitalba* L. — на Машуке. *Colchicum speciosum* Stev. — повсеместно очень редок. ***Diphasium alpinum* (L.) Rothm. — в верховьях Черека Балкарского, урочище Штулу. *Erodium fumarioides* Stev. — в окрестностях с. Верхний Чегем. ***Festuca sommieri* R. Litardiere — у северного подножья Эльбруса, включая хребет Ташлы-Сырт. *Fritillaria orientalis* Adams — в области Скалистого хребта, особенно на участке между рр. Хызны-Су—Кара-Су (бассейн Черека Безенгийского) и по р. Малке. *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh. — на склонах Машука и в ближайших окрестностях Железноводска. Вид очень редкий, существует опасность полного уничтожения. **Galium pseudopolycarpon* Somm. et Lev. — подножье Эльбруса. *Gentiana oschtenica* (Kusn.) Woronow — в районе Эльбруса, главным образом между Каракаян-Су и истоками Малки. Растет по Кыртыку. ***Haplophyllum ciscaucasicum* Grossh. et Vved. — в окрестностях Кисловодска. *Helleborus caucasicus* A. Br. — в восточной части Кабардино-Балкарии на Сарай-Горе, и в окрестностях с. Советского. ***Hedysarum argenteum* Bieb. — на Бештау и особенно на Машуке. *Hyssopus angustifolius* Bieb. — в районе с. Верхний Чегем. *Inula grandiflora* Willd. — по Донгуз-Оруну, в районе озера Донгуз-Орун. *I. magnifica* Lipsky — по Череку Балкарскому, в верховьях р. Нальчик. *Jurinea ciscaucasica* (Sosn.) Iljin — в поймах рек Нальчик, Урвань, Урух. *J. coronopifolia* Somm. et Lev.— в окрестностях Эльбруса, на хребте Ташлы-Сырт и в верховьях Баксана (с. Верхний Баксан). *J. galushkoi* Nemirova — по р. Черек Балкарский, в области Скалистого хребта, и по Уруху (loc. class.). *Kemulariella caucasica* (Willd.) Tamamsch. — по Донгуз-Оруну, в районе озера. *Lamyra echinocephala* (Willd.) Tamamsch. — во всем районе Пятигорья. Возобновляется слабо. В loc. nat. следует организовать подсев. *Odontites glutinosa* (Bieb.) Benth. — в окрестностях с. Эльбрус. *Onobrychis cornuta* (L.) Desv. — в Былымской аридной котловине. *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. — на горе Развалка, в районе Пятигорья. В остальных местах обычен. Угрозы уничтожения нет. *Pinus sosnowskyi* Nakai — в области Скалистого хребта, где является реликтом ледникового времени (рисса и вюрма). *Polemonium caucasicum* N. Busch— у северного подножья Эльбруса и в районе Штулу. *Potentilla alexeenkoi* Lipsky — в верховьях Черека Безенгийского. ***P. divina* Albov — в верховьях Баксана. *P. ghalghana* Juz. — повсеместно к востоку от Черека

Балкарского, в области Скалистого хребта, особенно по Сукан-Су, где довольно обычен. *Primula woronowii* Losinsk. — в окрестностях с. Лескен и с. Верхний Курп. Интенсивно уничтожается. Необходим подсев. *Rosa glabrifolia* C. A. Mey. ex Rupr. — на горе Развалка, на участке «Вечной мерзлоты», где встречается на площади около 0.25 га. Нуждается в строжайшей охране и размножении. *R. mollis* Smith — на Бештау (у вершины), в районе Кисловодска. *Rubus caucasicus* Focke — на территории Бештаугорского лесопарка, но главным образом в окрестностях ст. Бештау. *R. ibericus* Juz. — в окрестностях Нальчика (Долинск). *Saxifraga coriifolia* (Somm. et Lev.) Grossh. — в верховьях Чегема, по Башиль-Ауз-Су. ***Sternbergia colchiciflora* Waldst. et Kit. — на склонах Машука и далее к Лысогорским озерам, вдоль левой террасы Подкумка. *Scilla nivalis* Boiss. — в верховьях Юсенги. *Sedum stevenianum* Rouy et Camus — в верховьях Черека Балкарского. ***Sesleria anatolica* Deyl. — в окрестностях Кисловодска и по Тызылу. *Senecio othonnae* Bieb. — в верховьях Черека Балкарского (Штулу). *S. platyphylloides* Somm. et Lev. — в верховьях Баксана (Донгуз-Орун) и в других местах Балкарии, где, в общем, очень редок. *S. rhombifolium* (Willd.) Sch. Bip. — повсеместно, всюду редок. *Silene dianthoides* Pers. — у северо-западного подножья Эльбруса. *S. kubanensis* Somm. et Lev. — в верховьях Подкумка, гора Людмила. *S. marcowiczii* Schischk. — повсеместно на Скалистом хребте и в районе Эльбруса (Карачул). *S. wallichiana* Klotzsch — особенно var. *pubicaulis* Galushko — в верховьях Баксана, в районе оз. Донгуз-Орун. ***Sorbus caucasica* Zinserl. — вершина Бештау, гора Развалка, ущелье, р. Чегем. *S. graeca* (Spach) Hedl. — в верховьях Черека Балкарского, р. Мусух-Су. *Sredinskya grandis* (Trautv.) Fed. — в верховьях Черека Балкарского (урочище Штулу). *Stipa caucasica* Schmalh. — повсеместно, но особенно в районе Верхнего Чегема, Былыма, по Баксану и на Машуке. *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey. — в области Скалистого хребта, где очень редок (восточные районы). *Taxus baccata* L. — во всем районе. Необходим подсев. *Thymus elisabethae* Klok. et Schost. — в верховьях Баксана, начиная от с. Былым до Терскола. *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn. — в верховьях Баксана, Азау, Терскол. *Vaccinium arctostaphylos* L. — в Лескенских лесах. *Valeriana officinalis* L. — повсеместно, но особенно в Пятигорье и по р.Шекер в КБАССР. ***Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. — на хребте Ташлы-Сырт, у северного подножья Эльбруса. *Xanthogalum purpurascens* Lalem.— повсеместно.

Ландшафты и территории, нуждающиеся в охране

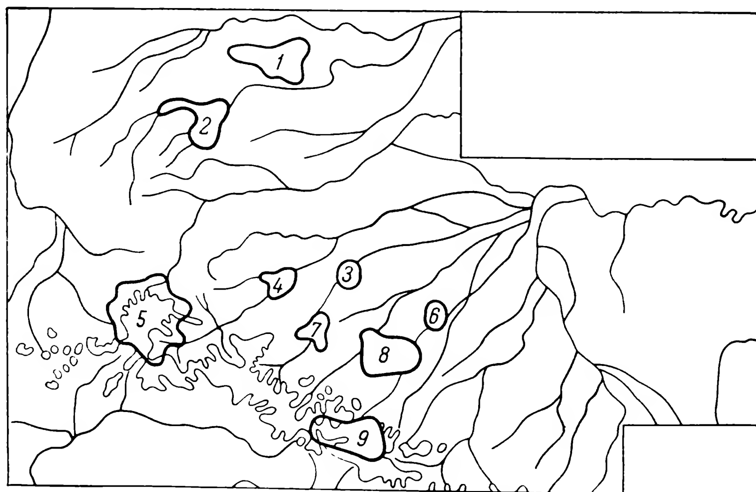
Охрана отдельных видов — дело не только трудное, но зачастую невозможное. Проще охранять целые растительные комплексы или ландшафты. Здесь допустимо в какой-то степени и незнание полного списка охраняемых видов, и географического распространения последних в данном районе. Охранять все целиком легче, чем отдельные виды. Сказанное относится и к организационной стороне дела.

К сожалению, до сих пор в западной части Центрального Кавказа нет ни одного заповедника. Необходимость же их создания давно назрела. Конечно, не все предлагаемые нами для охраны территории (см. рисунок) обязательно должны стать заповедниками. Некоторые из них могут быть объявлены флористическими заказниками с ограничением или регламентацией их хозяйственного использования. Таких заповедников и заказников здесь следует организовать 8—9, что обеспечит сохранение примерно 90% упомянутых выше видов, а также более 700 видов, охрана которых в настоящее время если не обязательна, то желательна.

Наиболее целесообразно организовать постоянную охрану в следующих районах: Пятигорье (включая участок «Вечной мерзлоты»), окрестности Кисловодска, район Эльбруса, Былымская аридная котловина, окрестности с. Верхний Чегем, район Чегемских водопадов, окрестности с. Советского, Балкарский участок Скалистого хребта и район Штулу. Все вы-

деляемые районы представляют несомненный интерес не только во флористическом, но также в зоологическом и геологическом отношениях.

Бештаугорский заказник должен включить бо́льшую часть гор-лакколитов (Верблюд, Бык, Развалка, Змейка, Медовая, Шелудивая, Железная, Бештау, Машук). Высота 500—1400 м. Режим охраны этих гор — заказники и заповедник (гора Развалка). Помимо большого бальнеологического значения, район представляет интерес в геоморфологическом, геологическом и флористическом отношениях. Здесь сосредоточены многочисленные минеральные источники, интересные геологические обнажения, богатая флора. В пределах Пятигорья имеется три рефугиума — ледниковой флоры («Вечная мерзлота» горы Развалки и вершина Бештау), плиоценовой лесной (Бештау) и ксеротермической (Машук, Бештау). Много реликтов, эндемиков и, что не менее существенно, — видов, клас-



Территории Центрального Кавказа, подлежащие охране.

1 — район Пятигорья (Бештаугорский заказник); *2* — Кисловодский район; *3* — район Чегемских водопадов; *4* — Былымский район; *5* — Эльбрусский район; *6* — Советский участок; *7* — Верхнечегемский район; *8* — Балкарский участок Скалистого хребта; *9* — район **Штулу**.

сическое местообитание которых — Бештау или Машук. В пределах предполагаемого Бештаугорского заказника встречаются почти все эндемичные северокавказские степные и полустепные виды, в том числе *Papaver bracteatum*, *Gypsophila globulosa*, *Onobrychis vassilczenkoi*, виды *Dianthus*. Из других замечательных растений здесь имеются реликты (третичные, голоценовые), некоторые региональные эндемы (*Cotoneaster nefedovii*) и вообще редкие виды, например *Ornithogalum magnum* — древний лесной вид с очень своеобразным дизъюнктивным ареалом; *Euonymus nana*, *Eremurus spectabilis*, *Celtis glabrata*, *Astragalus virgatus*, *Gagea taurica*, *Erianthus ravennae*, *Leersia oryzoides*, *Colpodium humile*, *Galanthus caucasicus*, *Silene supina*, *S. cserei*, *S. nutans*, *Crambe pinnatifida*, *Cicerbita prenanthoides*. Многие из этих видов не встречаются вне Пятигорья. Здесь же растет находящийся на грани полного уничтожения *Adonis vernalis*, имеется изолированный островок букового леса.

В границах Бештаугорского флористического заказника находится недостаточно изученный, но очень своеобразный участок «Вечной мерзлоты». В сети постоянных заказников СССР он значится как геологический объект, однако в равной, если не в большей, степени его следует считать флористическим объектом. «Участок» расположен на северном склоне горы Развалки, на высоте 640 м, площадь — около 1 га. Самым интересным является наличие «вечной мерзлоты» (лед в почве даже в июле—августе), создающей благоприятную обстановку для сохранения многих крио-

фильных видов, в том числе ледниковых реликтов: *Rosa glabrifolia*, *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula* (нигде более на этой широте на такой высоте в Европе не встречающихся) и особого развалкинского эндемика — *Rosa dolichocarpa*. Окружен указанный «участок» южным широколиственным лесом с буком, липой кавказской, грабом, дубом обыкновенным и даже третичными видами, такими как *Tamus communis* и *Sorbus torminalis*.

Кисловодский заказник ксерофильной (преимущественно) и отчасти мезофильной травянистой флоры. Заказник должен охватывать южные склоны Боргустанского хребта, долину Подкумка, до меридиана с. Учкукен, южные склоны Джинальского хребта, окрестности Кисловодска и нижние течения всех кисловодских рек.

Особо выделяется район горы Медведки (ст. Подкумок), где на северных склонах холмов сохранились многие вюрмские субальпийские виды, включая *Betula pendula*, *Anemone fasciculata*, *Pyrethrum coccineum*, *Viola somchetica*, *Gentiana angulosa*. Здесь же обычны *Cephalanthera damasonium*, *Asphodeline taurica*, *A. tenuior*, *Cytisus lindemannii*, *Androsace barbulata*, а также редчайший на Кавказе (свойственный только Кисловодскому району) *Anthericum ramosum*. На склонах, обращенных к Подкумку, главным образом далее к ст. Белый Уголь, много *Cotinus coggygria*, нередки *Onobrychis petraea*, *Genista tinctoria*, *Cephalaria coriacea*. В районе Подкумского железнодорожного моста и к западу до горы Кольцо и с. Учкукен еще больше оригинальных растений разнообразного происхождения, среди которых *Salvia canescens* (вид, для которого район Кисловодска — крайний, северо-западный участок ареала), *Gypsophila globulosa*, *Argyrolobium calycinum*, *Haplophyllum ciscaucasicum* (редчайшие виды Северного Кавказа), *Convolvulus lineatus*, *Helianthemum ciscaucasicum*, *H. buschii*, *Polygala sosnowskyi*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Astragalus subulatus*, *Euphorbia petrophila*, полуэндемичный *Psephellus ciscaucasicus* и неэндемичный — *Clausia aprica*.

Другие участки Кисловодского района: склоны Джанальского хребта и долины кисловодских рек — характеризуются присутствием многих субальпийских видов, классическое место которых — окрестности Кисловодска. На Джинальском хребте, кроме того, обычны ксерофиты, особенно по сухим солнечным склонам. Наиболее замечательные растения этих мест — *Pedicularis palustris*, *Juncus sphaerocarpus*, *Sesleria anatolica*, *Thymus pastoralis*.

Эльбрусский заказник. Сюда следует отнести все подножье Эльбруса. На севере границей заказника являются хребты Ташлы-Сырт и Каракаян-Су, отделяющие собственно подножье Эльбруса от северного Предэльбрусья (Бечасынского плато); на востоке — реки Кыртык, Су-Баши, Мкяра, Ирик; на юго-востоке и юге — Баксан, Юсенги, Главный хребет; на западе — линия, соединяющая среднее течение рр. Битюк-Тюбе — Кюкюртлю и Уллукама, затем Хасан-Кол — к Главному хребту. Высоты 1800—5633 м. Район представляет исключительный интерес. Здесь высокогорная растительность распространена шире, чем в любом другом месте Кавказа; хорошо представлены альпийские луга, кобрезиевые и кустарниковые пустоши, петрофиты. Есть выходцы Колхиды, Дагестана, Передней Азии, Армении, в том числе отсутствующие в других районах Большого Кавказа, например *Silene dianthoides*, десятки эндемичных видов и реликтов. Интересна болотная флора. Что касается субнивальной, скально-осыпной растительности, то нигде она не достигает такого развития и не богата так флористически, как в Предэльбрусье. Наибольшего внимания заслуживает флора северного подножья Эльбруса (истоки р. Малки), включая хребет Ташлы-Сырт, затем — флора района с. Эльбрус, ущелья Донгуз-Оруна и Азау, а на западе — Кюкюртлю.

В истоках р. Малки, на склонах Эльбруса и хр. Ташлы-Сырт обычны *Vavilovia formosa*, *Silene marcowiczii*, *Potentilla divina*, *Festuca sommieri*, *Jurinea coronopifolia*, *Gentiana oschtenica*, *Galium rugosum*, *Corydalis emanuelii*, *Dentaria bipinnata*, *Asperula gracilis*, *Cerastium kasbek*, *Aetheopappus*

caucasicus. Эндемики: *Campanula nefedovii*, *Juncus elbrusicus* и оригинальная осыпная форма володушки — *Bupleurum subnivale* (*Bupleurum subnivale* m. sp. comb. nov. — *Bupleurum exaltatum* var. *subnivale* Galushko, 1970. Нов. сист. высш. раст., 1969 : 215). В окрестностях с. Эльбрус — *Cicer balcaricum*, *Viola alpestris*, *Astragalus brachycarpus* (особая эльбрусская форма), *Odontites glutinosa*, *Thymus elisabethae*, *Scutellaria paradoxa*, *Axyris caucasica*, *Astragalus aureus*, *Psephellus salviifolius*. По Донгуз-Оруну, главным образом в окрестностях озера, — редчайшие для Центрального Кавказа виды — *Anetilla aurea*, *Kemulariella caucasica*, *Juncus alpigenus*, *Geranium gymnocaulon*, *Inula grandiflora*, *Polystichum lonchitis*, *Coronilla balansae* и особенно уже упомянутая *Silene walichiana* var. *pubicaulis*, в других местах — *Salix pantosericea*. По р. Азау — *Trigonocaryum involucratum*, *Galium elbrussicum*, *Cerinthe alpina*. В большом количестве (район Старого Кругозора) встречаются *Aetheopappus caucasicus*, *Podospermum meyeri*, *Gentiana nivalis*, *Potentilla foliosa* и др. В границах предлагаемого заказника имеются почти нетронутые Festucetum variae, оригинальные кобрезиевники и болота.

Значение района Эльбруса как геологического объекта, спортивного и лечебно-климатического центра общеизвестно. Своеобразен здесь и животный мир (туры, альпийские галки, суслики). Все это приводит нас к выводу о необходимости скорейшей организации Эльбрусского заповедника со штатом научных сотрудников и соответствующим режимом охраны.

Былымский заказник должен включать окрестности с. Былым (примерно на 2 км ниже по течению Баксана и на 2 км выше этого селения) и все нижнее течение р. Гижгит (на 3—4 км выше устья). Высоты 1000—1400 м. Район характеризуется широким развитием аридной растительности степного и фриганоидного типа. Имеются заросли колючих астрагалов (двух видов) и много реликтов. Есть эндемики: *Euphorbia baxanica*, *Linaria baxanensis*, *Daphne baksanica*. Обычны *Salvia canescens*, *Ephedra procera*, *Matthiola ossetica*, *Nepeta czegemensis*, *Polygala sosnowskyi*, *Achnatherum caragana*, *Psephellus ciscaucasicus*, *Scutellaria paradoxa*, *Dianthus jaroslavii*, *Gypsophila glauca*, *Astragalus calycinus*, *Galium brachyphyllum*, *Sterigmostemum torulosum*, *Stipa caucasica*, *S. capillata*, *Koeleria* и многие другие виды. Интересно присутствие на скалах *Ceterach officinarum* и *Notholaena maranthae*, и из кустарников *Rosa valentiniae* и *Caragana grandiflora*.

Район интересен и с зоологической точки зрения. Только здесь в западной части Центрального Кавказа встречается скорпион (Buthus caucasicus s. l.), обнаруженный Н. И. Нефедовым по Гижгиту.

Верхне-Чегемский заказник охватывает окрестности с. Верхний Чегем, особенно сухие склоны и скалистые обнажения прилежащего доломитового массива. Сюда же следует включить нижние части рек Кордан и Джилги-Су. Наиболее характерны для района ксерофиты и гемиксерофиты. Много реликтов и три эндема: *Astragalus tshegemensis*, *Dianthus jaroslavii* и *Jurinea dolomitica* (последние два вида выходят за границы района). Среди реликтов больше всего дагестанских видов, особенно типичных для сланцевых осыпей по р. Кордан: *Cleome daghestanica*, *Alexitoxicum funebre*, *Hyssopus angustifolius*; в других местах встречаются *Erodium daghestanicum*, *Cephalaria dagestanica*, на скалах — *Rhamnus microcarpa*, *Campanula siegizmundii*, *Hypericum nummularioides*, *Silene pygmaea* и уже отмечавшаяся *Jurinea dolomitica*. Редчайшим и интереснейшим видом Верхне-Чегемского заказника является *Stelleropsis caucasica* — эндемик Предэльбрусья.

Микрозаказник Чегемских водопадов. Площадь около 1 га. Высота 950—1100 м. Сюда, кроме теснины Су-Аузу, следует отнести всю нижнюю часть безымянного притока, впадающего в Чегем в 100 м ниже водопада. По этому притоку довольно обычны *Taxus baccata*, *Ostrya carpinifolia*; много *Phyllitis scolopendrium*. Сама теснина Су-Аузу характеризуется широким развитием скальной флоры, которая наряду с отмеченными третичными реликтами подлежит строгой охране. Интересно нахождение на выступах скал *Pinus sosnowskyi* — несомненного реликта ледникового времени, *Symphyandra pendula*, *Petrocoma hoefftiana* (с двумя эндемичными разно-

видностями), *Draba longisiliqua*, *Pyrethrum dolomiticum*, местами *Campanula kirpicznikovii* — эндемичного вида данного микрозаказника и др.

Советский микрозаказник расположен в 3 км к западу от с. Советского, на водоразделе рек Черека и Хеу (левый борт ущелья р. Черек). Высота 700—800 м. Господствуют бук восточный и все компоненты букового леса, включая *Dentaria quinquefolia* и *Pachyphragma macrophyllum*, а также очень редкий у нас *Helleborus caucasicus*. Площадь, на которой встречается морозник, 3—5 га. Это растение подлежит охране.

Заказник Балкарского участка Скалистого хребта включает ущелья рек Черека Безенгийского и Черека Балкарского, а также весь водораздел между ними. Высота 800—2500 м. Северную границу целесообразно провести по Череку Безенгийскому, южную — вдоль обрывов Скалистого хребта. К этому району следует отнести и окрестности Голубых озер. Как и другие области Скалистого хребта в пределах Кабардино-Балкарии, Северной Осетии и западной части Чечено-Ингушетии, Балкарский участок представляет один из интереснейших флористических районов с оригинальной флорой. Здесь сосредоточено наибольшее число древних типов, много реликтов и эндемов. Участок этот — классическое место многочисленных балкарских и вообще центральнокавказских эндемов.

По Череку Безенгийскому широко распространены интереснейшие одноцветковые камнеломки (отсутствуют в ущелье Черека Балкарского): *Saxifraga*, *dinnikii*, *S. columnaris*, редкая *Scrophularia rupestris* var. *latedentata*, *Petrocoma hoefftiana* и ее неопушенная разновидность var. *glabra*, обнаруженная только по Череку Безенгийскому. По Череку Балкарскому встречаются *Jurinea galushkoi*, *Fritillaria orientalis*, *Campanula siegizmundii*, иногда *Potentilla ghalghana* (крайняя западная точка ареала), *Gypsophila imbricata*, а на массиве Ит-Кая, по Кара-Су и Суук-Аузу, а также на перевале Суук-Ауз — *Pedicularis balkharica*, *Ranunculus balkharicus*, *R. suukensis*, *Papaver lisae* (эндемик, один из древнейших представителей этого рода), *Muscari coeruleum* и др. Именно здесь, в пределах массива Ит-Кая, на доломитах (что, в общем, необычно) встречаются заросли *Rhododendron caucasicum*, нередка *Betula raddeana* (особенно по Кара-Су Безенгийскому — другому возможному заказнику в области Скалистого хребта); имеются редкие виды и в Голубых озерах *Potamogeton praelongus* и *Equisetum fluviatile*. Заслуживает внимания присутствие *Quercus iberica*.

Кроме Балкарского участка, в области Скалистого хребта могут быть объявлены заказниками теснины Сукан-Су и Хызны-Су. Обе они флористически самобытны. Если для первой теснины типичны *Potentilla ghalghana*, *Saxifraga dinnikii*, *S. columnaris*, *Arctostaphylos caucasica*, *Carex alba*, то для второй — *Papaver lisae*, *P. oreophilum* (*Saxifraga columnaris* почти отсутствует). Здесь обильны *Psephellus prokhanovii* (вид очень редкий по Сукан-Су), *Euphorbia buschiana*, *Isatis reticulata*, *Hypericum asperuloides*, *Campanula foliosa*, неизвестные в ущелье Сукан-Су.

Район Штулу (Штулинский заказник) — один из интереснейших районов Центрального Кавказа. В его состав следует включить оба истока Черека Балкарского — Дых-Су и Кара-Су — с их немногими притоками и всю западную часть Суганского хребта от перевала Штулу. Район интересен в геологическом и геоморфологическом отношении. Здесь сосредоточено около десятка крупных ледников, имеются нарзанные источники, озера, скалы, осыпи, россыпи, луга, болота и леса. Особенно дико ущелье Дых-Су, но флористически более интересно Кара-Су. Во флоре Штулинского заказника (или заповедника) будут охраняться многие оригинальные представители альпийских лугов, редчайшие растения скал и болот. Только здесь в Центральном Кавказе встречаются *Sredinskya grandis*, *Senecio othonnae*, редкие в Центральном Кавказе *Comarum palustre*, *Diphasium alpinum*, из растений щебнистых склонов и морен — *Silene humilis*, *Scrophularia minima*, *Sedum stevenianum*, *Pseudovesicaria digitata*, *Androsace albana*. Нередки также *Cardamine seidlitziana*, *Juncus alpigenus*, *Sedum hispidum* и примерно 7 местных эндемиков (видов и разновидно-

стей) во главе с *Saxifraga carinata* — видом, иллюстрирующим гималайские связи. Много своеобразных осок и злаков.

Отсутствие проезжих дорог больше, чем в других местах, способствовало сохранению в истоках Черека Балкарского не только растительности, но и всего ландшафта, чем данный заказник будет выгодно отличаться от остальных.

ЛИТЕРАТУРА

Банников А. Г. (1972). «Красная книга» природы. Природа, 4. — Галушко А. И. (1966). Виды кабардино-балкарской флоры, подлежащие охране. В Сб. по изуч. и охране природы КБАССР. — Голицын С. В., Г. Н. Подъяпольский. (1971). К созданию Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника. В Сб.: Вопросы охраны бот. объектов. — Лавренко Е. М., А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1969). Программа-инструкция об организации охраны ботанических объектов. Бот. ж., 54, 8. — Османова Ф. Ш. (1971). Вопросы охраны природы в Кабардино-Балкарии. В Сб.: Вопросы охраны ботанических объектов.

Чечено-Ингушский
университет,
г. Грозный.

Получено 21 XI 1972.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 581.9 : 581.5 (100)57.00001.2 (73)

Grasland biome U. S. International Biological Programm. Newsletter, № 12, June, Fort Collins, Colorado State University. 1973 : 1—15. (Травяной биом. Международная биологическая программа в США. Обзор новостей, 1973)

A. B. GEORGIEVSKY A. L. E. RODIN. (A REVIEW)

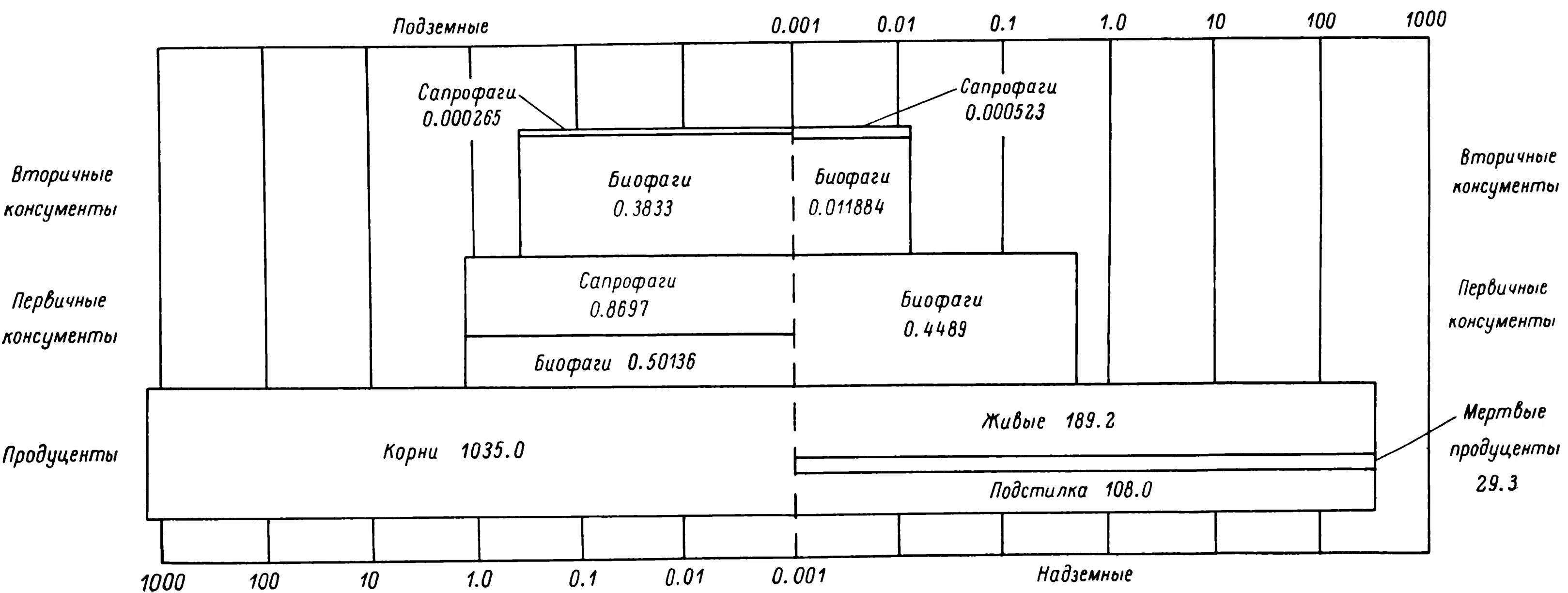
В Советский национальный комитет по Международной биологической программе (МБП) поступила из США очередная краткая сводка результатов исследований травяного биома за первое полугодие 1973 года с изложением перспектив работы.

В сводке сообщается об утверждении единого плана работ в завершающий период МБП. Главная задача текущего года состоит в анализе и синтезе огромного количества информации, полученной за период работы по МБП. Эта задача должна быть достигнута в результате завершения индивидуальных и коллективных тем по исследованию травяного биома, программы изучения североамериканских прерий, программы по травяному биому в целом для США, а также в итоге международных достижений по МБП. Направления дальнейшего изучения травяного биома на 1974—1976 гг. еще окончательно не сформулированы.

В области моделирования экосистем, которому уделяется очень много внимания в американском варианте МБП, усилия в завершающий период будут направлены на проверку различных гипотез и методов на основе синтеза полученных данных и улучшения техники моделирования. Достижения в моделировании позволят уточнить представление о структуре и функциях травяного биома. Формулирование ряда экологических принципов откроет новый этап в моделировании экосистем. Благодаря успешному созданию компилятора SIMCOMP (программы перевода с алгоритмического языка в машинный), позволяющего создавать сложные модели и связывать большое число параметров, стало возможным появление нового поколения моделей экосистемного уровня. Успех будет зависеть от дальнейшего совершенствования техники транслирования и накопления опыта по моделированию. Конечной целью является создание самоорганизующейся моделирующей системы SOMS (Self-organizing modeling system), которая позволит автоматически фиксировать данные об объекте в соответствующей модели. Работы, открывающие такую возможность, имеются, и, вероятно, она будет осуществлена практически уже в недалеком будущем.

Как установлено на практике, компилятор SIMCOMP — наиболее совершенная из всех программ, которые разрабатывались в Национальной лаборатории экологических ресурсов (NREL). В настоящее время она постоянно используется в США в работах по моделированию. Анализ моделей, полученных с помощью этой программы, позволит определить направление дальнейших работ в технике транслирования.

Определенный интерес представляют трофические пирамиды, построенные для различных стационаров, работающих по плану травяного биома. В результате коллективного синтеза данных ученые-экологи и программисты создали ряд трофических пирамид для семи стационаров США на основе данных, полученных в период вегетации 1972 г. Одна из таких пирамид для станции Бриджер Сайт (штат Монтана) изображена на рисунке. Величины биомасс, многократно определявшиеся на различных участках, затем распределялись по трофическим уровням пирамиды и по типам потребления (биофагами или сапрофагами). Большое внимание было уделено сопоставлению размеров слоев и форм пирамид для различных периодов года. Некоторые трудности при этом встретились при оценке почвенной микрофлоры (бактерии, актиномицеты, грибы), а также биомасс нематод и рептилий. Почвенная микрофлора и бактерии составляют значительное количество биомассы в экосистеме, которую не удалось адекватно оценить на всех станциях. Не везде удалось точно определить количество нематод и рептилий. После дополнительного сбора необходимых данных предполагается создать более детальные варианты трофических пирамид, использовав также материалы 1970 и 1971 гг. Программу намечено завершить к концу лета 1973 г.



Трофическая пирамида для станции Бриджер Сайт (штат Монтана, США) на 26 VI 1972.

Величины биомасс даны в г/м².

На основе материалов по травяному биому предполагается издать три сводных тома: «The North American Grassland», «Toward a Theory of Grassland Ecosystems», «Modeling Grassland Ecosystems». Намечено также опубликовать два сводных тома по материалам симпозиумов, отражающие работу различных стационаров. В один из них — «The Belowground Ecosystem: A Synthesis of Plant Associated Processes» войдут материалы симпозиума, состоявшегося в сентябре 1973 г. в Форте Коллинзе (штат Колорадо). В основу другого тома — «Decomposition and Nutrient Cycling in Arid and Semiarid Environments» будут положены материалы симпозиума, который состоится весной 1974 г. во Фресно (штат Калифорния). Будет также издана работа «Tracer Method in Ecological Research on Water Movement». Два сводных тома по международным итогам МБП планируются к завершению в конце 1975 г. Совещание по вопросам их подготовки было проведено в июле 1973 г. в Варшаве. Сводка сообщает об отдельных достижениях по изучению травяного биома, проводимых в США в завершающий период МБП. Большое внимание уделено интернациональным связям по МБП. В конце сводки публикуется список работ, выполненных в рамках травяного биома.

А. Б. Георгиевский и *Л. Е. Родин.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 6 XII 1973.

УДК 019.941 : 002.01 (7)

A guide for contributors to «Flora North America» (provisional edition). Part 1 compiled by S. G. Shetler a. o.; part 2 (An Outline and Glossary of terms for morphological and habitat descriptions) compiled by D. M. Porter, R. W. Keiger, J. E. Monahan. Flora North America Reports, March 1973, No. 65 (for part 1) : I—IX, 1—28, Appendices A—E; No. 66 (for part 2) : I—X, 1—120, Glossary : 1—32. Smithsonian Institution, Washington, D. C. (**Руководство для составителей «Флоры Северной Америки»** (предварительное издание). Часть 1 составили С. Г. Шетлер и др.; часть 2 (схема и терминологический словарь для морфологического описания и описания условий обитания) составили Д. М. Портер, Р. У. Кайджер и Д. Е. Монэгэн, 1973)

L. I. MALYSHEV. (A REVIEW)

Завершен 7-летний этап подготовительных организационных мероприятий и методических разработок по программе «Флора Северной Америки» (ФСА). Эта программа представляет первую в мире попытку создать «электронную» энциклопедию сведений о растениях в масштабе субконтинента с использованием компьютеров. Ближайшим ее результатом будет опубликование многотомной сводки по флоре Северной Америки («Flora North America Manual»). В результате — «Флора СССР» (1934—1964), еще не завершенная «Флора Европы» («Flora Europaea», 1964—) и будущая сводка по флоре Северной Америки отразят итоги 200-летнего исследования всей холодной и умеренной зон северного полушария.

Заслуживает особого внимания проект использования авторами программы ФСА электронных вычислительных машин (ЭВМ), или компьютеров, в качестве банка флористических сведений. Предполагается введение в ЭВМ разнообразной флористической информации для постоянного хранения с целью систематизации, анализа и возврата по мере надобности на основе режима разделения времени при условии своевременного обновления и пополнения данных.

Составленная с помощью ЭВМ будущая сводка по флоре Северной Америки не является самоцелью. Участники программы прежде всего имеют в виду создание на базе ЭВМ интернациональной флористической службы в масштабе субконтинента. До настоящего времени применение ЭВМ в практике флористических исследований не выходило из стадии пробных попыток. Но уже оказалось успешным определение растений и составление карт их распространения с помощью ЭВМ. Становится все более очевидным, что в недалеком будущем ЭВМ будут широко применяться во флористике. В этом отношении опыт североамериканских ботаников может послужить образцом.

Впервые вопрос о программе ФСА был поднят на заседании Американского общества систематиков растений в 1966 г. С тех пор в организационном плане была проделана большая работа. Текущая информация периодически публиковалась в серии «Сообщения о флоре Северной Америки» («Flora North America Reports»). Рецензируемые сообщения № 65 и 66 не только подводят итог всей предыдущей работе, но и предлагают для опробования «Руководство».

Осуществление программы задумано как коллективное мероприятие с привлечением для бесплатной работы широкого круга ботаников. Объем предстоящей работы настолько велик, что она не под силу индивидуальным исполнителям и даже отдельным учреждениям. В Редколлегию ФСА входят 10 основных, один особый и 8 дополнительных редакторов под председательством Портера (D. M. Porter). В состав Программного совета входят 16 человек под председательством Рейвена (P. H. Raven) и 5 неофициальных членов. Консультативный комитет образуют 46 редакторов-консультантов видных ботаников из различных стран мира; возглавляет его Торн (R. F. Thorne); из советских ботаников членами Совета являются Ан. А. Федоров и А. Л. Тахтаджян.

Штаб-квартира находится в Смитсоновском институте. Директор программы — Шетлер (S. G. Shetler), ответственный редактор — Портер (Porter), руководитель компьютерных систем — Краусс (H. G. Krauss). Программу финансируют Национальный фонд научных исследований США, Смитсоновский институт, Департамент земледелия Канады и Национальный исследовательский совет Канады.

Примером для программы ФСА была «Флора СССР». В предисловии к «Руководству» сказано: «Подлинными героями по составлению „Флоры" континента являются советские ботаники, упорное стремление которых увенчалось эпическим результатом в виде 30-томной „Флоры СССР" (1934—1964), завершенной в то время, когда ботаническая общественность Северной Америки только начинала поднимать вопрос об аналогичном достижении» (часть 1, стр. V). Прямое влияние оказал также более поздний опыт по составлению «Флоры Европы».

Как мною отмечено выше, программа ФСА предусматривает прежде всего создание компьютеризированного банка сведений, на основе которого будут выпущены в свет печатные труды, включая сводку по флоре Северной Америки. Поэтому условия и требования к печатной продукции будут подчинены условиям и требованиям к созданию банка сведений. Участники банка сведений при публикации материалов на его основе становятся авторами. Обработка родов, комплексов видов или небольших семейств будет поручена отдельным специалистам. Будут учтены сосудистые растения к северу от государственной границы между Мексикой и США (Гренландия, Канада, США без Гавайских островов). Предварительный список включает 14 793 вида, 1918 родов, 205 семейств.

Программа должна быть выполнена за 6 лет, включая подготовку и издание сводки по флоре. Поэтому оригинальные таксономические исследования, полевое обследование флоры и широкое ознакомление с гербарным материалом не обязательны, но желательны в отдельных случаях. Предстоят в основном компиляция и синтез уже существующей информации. Работа будет начата почти одновременно по всем таксономическим группам.

Привлечение к программе большого круга лиц и выполнение ее в сжатые сроки предполагает строгое рецензирование и коллективное обсуждение материала. Для каждого семейства назначен свой редактор из систематиков растений. Кроме того, весь материал будет просмотрен компетентными рецензентами из числа флористов, чтобы не допустить ошибок и пропусков в данных о географическом распространении.

В практической работе признание микровидов не одобряется; должен быть принят только один уровень вида. Равным образом апомикты должны рассматриваться на основе подчиненности вместе с видами, размножающимися половым путем, за исключением тех случаев, когда апомикт распространен широко и морфологически достаточно отличим. Из заносных растений рекомендовано учитывать наиболее натурализовавшиеся виды.

Особое внимание программа ФСА обращает на редкие и исчезающие виды из числа туземных растений, что оговорено в решении советско-американской комиссии о научном сотрудничестве в области охраны окружающей среды на заседании в Москве в январе 1973 г. Считается, что программа ФСА подходит для квалифицированного составления перечня подлежащих охране растений Канады и США (кроме Гавайев). Рекомендована следующая иерархия видов растений по их географической принадлежности: локальный, в пределах штата или провинции, национальный, интернациональный. Первостепенное внимание, согласно программе ФСА, нужно уделять редким и исчезающим растениям из числа эндемиков и реликтов.

Для семенных растений ради практического удобства материал будет расположен по системе Энглера, но с помещением однодольных после двудольных. Для папоротникообразных вместо устаревшей предложена более дробная оригинальная система из 19 семейств. Не исключено, что в будущем для всех сосудистых растений будет принята новая система в соответствии с современными достижениями в области филогении растений и эволюционной ботаники.

Для отражения внутривидового таксономического разнообразия участникам программы рекомендовано применять альтернативно лишь категории «подвид» или «разновидность», при этом почти в однозначном смысле. Предпочтительна категория подвида. Но старые авторы обычно выделяли таксоны в ранге разновидности; поэтому, чтобы не изменять статус таксонов и не делать новых комбинаций, из практических соображений возможно сохранение категории «разновидность», однако при условии, что и для других представителей анализируемой таксономической группы в меру необходимости также будет использоваться понятие разновидности вместо подвида.

Вводить в банк сведений непосредственно новые номенклатурные комбинации и формальные описания для вновь устанавливаемых таксонов нельзя. Эти данные предварительно должны быть опубликованы в каком-либо специальном ботаническом издании. Для установления бытующих синонимов составлены списки основных (ба-

зальных) и стандартных флор по примеру программы для составителей «Флоры Европы».

Предложена схема описания семейств, родов и других таксономических подразделений. Так, для каждого вида должны быть представлены следующие сведения: номенклатура (биномиальная комбинация, автор названия, место опубликования, народные названия, синонимы в современном обиходе), морфологический диагноз (около 50 слов), сравнительно-морфологическая характеристика, данные о сроках цветения, местообитание, географическое распространение (перечень штатов или провинций), данные об общем распространении (перечень регионов), ключ для определения внутривидовых таксонов, наблюдения, включая перечень главной литературы и статистические данные о количестве подвидов или разновидностей. Желательно указывать соматическое число хромосом при условии, что сведения заимствованы из первоисточника и что число (или числа) установлено на основании изучения местного природного материала.

Все данные предназначены для ввода в ЭВМ. Поэтому участники программы должны строго следовать правилам стандартизации в описаниях. Этой цели служат различные бланки, которые нужно заполнять отдельно для всех признанных таксонов (номенклатурный, морфологический, условий обитания, географического распространения, гербарного таксономического типа). Во 2-й части «Руководства» помещена универсальная схема сравнительно-морфологического описания, а также словарь морфологических терминов и словарь терминов для описания условий обитания. Словарь морфологических терминов охватывает лишь 90% последних. В будущем не исключено его пополнение.

Таблицы для определения таксономических групп растений и диагностические описания отдельных таксонов, в отличие от сравнительно-морфологических описаний и основной массы других сведений, предназначены для ввода в ЭВМ только с целью хранения и дословного вывода текста в случае необходимости, а не для машинного анализа. Поэтому условия по их стандартизации менее строгие, но сам текст должен быть предельно лаконичным. Желательно параллельное составление программ также для машинного определения родов и видов растений с использованием системы Морса (L. E. Morse).

В целом программа ФСА представляется актуальной. Она тщательно продумана и хорошо организована. На основе банка сведений ожидается издание к 1978 г. одновременно всей серии томов сводки по флоре Северной Америки. В дальнейшем программа может быть расширена для охвата низших растений, учета гербарных образцов и создания банка сведений по числам хромосом.

Пока трудно предвидеть, насколько успешно программа ФСА будет реализована в короткий плановый срок. Привлечение большого круга участников делает это возможным, но не гарантирует высокого качества таксономических обработок даже при условии строгого рецензирования, коллегиального и тщательного редактирования материала. В отношении методики работы и организации усилий многих исполнителей программа ФСА беспрецедентна. В предисловии к рецензируемому «Руководству» выражена глубокая озабоченность тем, что в конце января 1973 г. финансирование программы почти полностью прекращено. Это ставит под угрозу ее дальнейшее осуществление. Невольно вспоминается, что работа над монументальной сводкой «Флора СССР» и ее финансирование продолжались даже в трудные годы второй мировой войны. Более того, самоотверженный труд по созданию «Флоры СССР» не прекращался в непомерно тяжелых условиях блокады Ленинграда.

Л. И. Малышев.

Сибирский институт
физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Иркутск.

Получено 19 IX 1973.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.526.325 : 627.81 (478.9)

В. М. Шаларь. Фитопланктон водохранилищ Молдавии. Изд. Штиинца, Кишинев, 1971 : 1—204

P. A. OBUKH. *V. M. SHALAR.* THE PHYTOPLANCTON OF WATER RESERVOIRS OF MOLDAVIA. 1971

Водохранилища — это искусственные водоемы, играющие все возрастающую роль в водоснабжении, орошении, рыбном хозяйстве, гидроэнергетике. В Молдавии такие водоемы стали появляться 10—15 лет тому назад, и, естественно, их биологические особенности пока далеко не полностью познаны. Рецензируемая монография содержит материалы по фитопланктону, как одному из важнейших биологических компонентов водохранилищ, имеющему решающее значение в их эксплуатации. Автор обобщил результаты своих исследований в 1958—1970 гг. Фитопланктон десяти малых и средних по площади водохранилищ Молдавии рассматривается им как функция комплекса гидрологических, гидрохимических, морфометрических и биологических факторов.

В книге В. М. Шаларя имеется введение, литературный обзор, главы об абиотических условиях водохранилищ, разделы, посвященные каждому из рассматриваемых водохранилищ, и, наконец, экологический анализ альгофлоры. Приводится список обнаруженных водорослей, имеется список литературы.

Наиболее крупным является раздел «Фитопланктон Дубоссарского водохранилища» (стр. 25—73). В нем рассматривается альгофлора Днестра до возведения Дубоссарской плотины, водохранилище, а также состояние реки после его сооружения. Характерными чертами фитопланктона Днестра, по данным автора, является слабо выраженная сезонная динамика качественного состава и количественного развития фитопланктона и отсутствие массового развития синезеленых эупланктонтов. Анализ фитопланктона по галобности и другим признакам привел автора к выводу, что Днестр отличается от большинства степных рек Юго-Запада нашей страны. Его водный поток почти целиком формируется в Карпатах, минерализация не превышает 400 мг/л. Галофильные виды водорослей попадают в реку из мелких равнинных притоков и не получают здесь заметного развития.

Полученные автором данные имеют значение для уточнения типологии рек, берущих начало в горах Карпат, которые по целому комплексу признаков обособляются в естественную группу, включающую Днестр, Прут, Сирет, Тиссу и др. Для них характерно непостоянство состава плнктона, обусловленное непостоянством гидрологического режима. В фитопланктоне особенно важны диатомовые водоросли. Количественные показатели развития водорослей в Днестре подвергаются резким колебаниям, что характерно и для Прута. Качественный состав фитопланктона изменяется на протяжении года: зимой преобладают диатомовые водоросли, весной и летом в значительных количествах появляются также протококковые и другие группы.

Дубоссарское водохранилище, играющее видную роль в водном балансе республики, исследовалось автором на протяжении многих лет. Выявлены закономерности формирования фитопланктона, стабилизации его качественных и количественных показателей в процессе становления водохранилища. Этот водоем характеризуется значительным развитием протококковых, вольвоксовых, эвгленовых и других водорослей. Роль диатомовых существенна только зимой. Качественный состав планктона по мере становления водохранилища обедняется, в настоящее время в нем встречается около 300 таксонов водорослей, многие из которых не встречаются в Днестре. Сезонная смена ведущих комплексов фитопланктона водохранилища связана с двумя депрессиями — весенне-летней (в июне) и осенней, чередующимися с тремя пиками — весенним, летним и осенним. Такая резкая смена планктонных комплексов на протяжении сезона является показателем того, что качественный состав фитопланктона, а возможно и гидрохимический режим водохранилища, еще находятся в стадии становления.

В монографии приводятся многочисленные данные о качественном составе фитопланктона и биопродукционные характеристики для малых водохранилищ Молдавии (Лазовское, Комратское, Кангазское, Ульменское, Костештское, Резенское, Кишкаренское и Гидигичское). Эти водоемы сооружены на мелких медленно текущих, временно пересыхающих или вообще прекративших свое существование реках. Они предназначены для комплексного использования в водохозяйственных целях и для рыборазведения. Автор показал, что динамика качественного и количественного развития фитопланктона в таких водохранилищах зависит от многих факторов — гидрологического (водное питание, водообмен, скорость течения и др.), гидрографического (площадь, глубины и пр.), гидрохимического режимов. В малых водохранилищах повышается минерализация воды и содержание биогенных элементов, что создает в теплое время года благоприятные условия для интенсивного развития планктонных водорослей.

Исследования автора показали, что в процессе становления малых водохранилищ постепенно исчезают реофильные виды планктонных водорослей и все большее значение приобретают представители лимнофильного комплекса, в особенности в таких водохранилищах, как Кишкаренское, Ульменское, Костештское, Резенское и др. В них преобладающими становятся протококковые, эвгленовые, вольвоксовые, синезеленые. Почти во всех таких водоемах фитопланктон развивается круглогодично и достаточно интенсивно; нередко происходит интенсивное развитие отдельных форм вплоть до «цветения». Однако, как показали детальные наблюдения над фитопланктоном Гидигичского и некоторых других водохранилищ, развитие водорослей еще не отличается большим постоянством из года в год; это подтверждает, что становление указанных водоемов еще не завершилось.

Большое место в монографии Шаларя занимает раздел о фитопланктоне Кучурганского лимана, который после сооружения Молдавской ГРЭС превратился в стоячий водоем с чертами типичного водохранилища. Благоприятные температурные условия в сочетании с гидрохимическими определили особенно интенсивное развитие растительности, в том числе фитопланктона, в этом водоеме. Автор изучал состав альгофлоры до пуска ГРЭС и показал, что фитопланктон был очень беден по количественному составу и имел невысокие продукционные показатели: численность его не превышала 0.4—2.2 млн клеток/л. Усиление вегетации водорослей и высших растений после пуска ГРЭС привело к изменению технических качеств воды и потребовало вмешательства специалистов для обеспечения электростанции водой нужного качества. На основании материалов своих исследований автор сделал весьма эффективные предложения для решения проблемы борьбы с массовым развитием растений в лимане-охладителе Молдавской ГРЭС. Дальнейшая их теоретическая разработка и всесторонняя проверка будут способствовать использованию их на других тепловых электростанциях подобного типа.

Работа пронизана идеей единства экологических условий и продуктивности фитопланктона как сообщества. В этом отношении весьма интересен раздел «Экологическая характеристика водорослей», в котором обобщаются полученные данные. Автор рассматривает связи между абиотическими и биотическими факторами и развитием фитопланктона в водохранилищах Молдавии. Из сравнения альгофлоры планктона водохранилищ различных районов нашей страны, проведенного автором, вытекает, что в условиях Молдавии и сходных по климатическим условиям районах развитие альгофлоры в водохранилищах характеризуется сезонностью, высокими показателями численности и биомассы на протяжении круглого года.

Исследования автора, касающиеся процесса становления сообществ планктонных водорослей в водохранилищах, имеют принципиальное значение для прогнозирования гидробиологического режима при проектировании и сооружении водохранилищ и гидроузлов.

Рецензируемая работа является одной из первых попыток монографического анализа фитопланктона водохранилища целого региона, путей его становления, качественного и количественного развития на протяжении длительного времени. Работа безусловно окажется полезной для специалистов — ботаников, гидробиологов, занимающихся проблемами водной экологии, изучающих водохранилища, а также при решении гидротехнических задач. Много интересного найдут в ней также специалисты по рыбному хозяйству и водоснабжению.

П. А. Обух.

Кишиневский государственный университет.

Получено 18 II 1972.

УДК 01 : 58 (47+57)

К БИБЛИОГРАФИИ РАБОТ С. И. КОРЖИНСКОГО

V. N. SIPLIVINSKY. (A REVIEW). TO THE BIBLIOGRAPHY OF PUBLICATIONS BY S. I. KORZHINSKY

Выдающийся русский ботаник С. И. Коржинский (1861—1900) умер молодым, оставив после себя около 100 печатных работ, библиографическое описание которых дано С. Ю. Липшицем (1952 : 343—349). Библиография эта в качестве исчерпывающей была перенесена в книжку о С. И. Коржинском Г. Д. Бердышевым и В. Н. Сипливинским (1961 : 80—87). В частности, Липшицем в составленной им библиографии описано семь статей Коржинского, написанных последним для «Энциклопедического словаря» Брокгауза и Ефрона. В действительности же, как выяснилось при тщательном изучении энциклопедии, таких статей Коржинским было написано 35.

Энциклопедический словарь Брокгауза и Ефрона — явление исключительное в русской литературе этого жанра. Над составлением словаря трудилось целое созвездие выдающихся русских ученых. Не удивительно поэтому, что и Коржинский не остался в стороне от этой коллективной работы; его имя в списке сотрудников словаря упомянуто трижды — в полутомах 56, 58 и 62, в последнем — вскоре после его смерти.

Ниже приводится список статей, написанных С. И. Коржинским для словаря Брокгауза и Ефрона и опубликованных в полутомах 54, 56, 59—61, вышедших в свет в Петербурге в 1900 г., в полутомах 62 и 63, изданных там же в 1901 г., и в полутоме 76, вышедшем также в Петербурге в 1903 г. Все статьи подписаны полным именем С. И. Коржинского и только статья «Саксаул» (см. ниже) подписана инициалами «С. К.».

Растительность России — полутом 54 : 42—49, 3 карты.

Саксаул (*Haloxylon ammodendron* Bge.) — полутом 56 : 85.

Синонимика растений и животных — полутом 59 : 45; Система растительного царства — там же : 92—95; Систематика — там же : 95—99; Сладкий корень (*Scorzonera hispanica* L.) — там же : 348—349; Сложноцветные (*Compositae*) — 422.

Солодка (*Glycyrrhiza*) — полутом 60 : 804; Солончаковые растения — там же : : 815—816; Солянка (*Salsola*) — там же : 842; Солянковые (*Salsolaceae* или *Chenopodiaceae*) — там же : 842—843; Сосна (*Pinus*) — там же : 916—917.

Соя (*Soja hispida* Moench или *Glycine hispida* (Moench) Maxim.) — полутом 61 : 119; Средства распространения растений — там же : 352—354; Сродство (Affinitas) — там же : 359.

Степи — полутом 62 : 598—603; Степная вишня (*Prunus chamaecerasus*) — полутом 62 : 603; Степные растения, степь альпийская — там же : 607; Степь каменистая, степь полынная, степь солонцовая, степь травянистая — там же : 608; Страстоцветные (*Passifloraceae*) — там же : 729—730; Страстоцвет (*Passiflora*) — там же : 730; Стручки сладкие (*Ceratonia siliqua* L.) — там же : 838.

Сумах (*Rhus*) — полутом 63 : 61; Сухолюбы — там же : 142; Сыть (*Cyperus*) — там же : 342—344; Семяпочка — там же : 349—350, 2 рис.; Серный дождь — там же : : 384.

Чередование или смена поколений — полутом 76 : 538—539.

Статьи С. И. Коржинского «Растительность России» и «Степи» являются интересными фитогеографическими обзорами и интересовали ботаников всегда. Но и малые статьи, написанные Коржинским, нередко весьма интересны. В статье «Система растительного царства», например, дается вполне оригинальная система, о которой автор скромно замечает, что она, «по-видимому, наиболее соответствует современному состоянию науки» (Коржинский, 1887 : 94). В статье «Систематика» есть любопытные высказывания о «гибридных расах, возникших от помесей» и заслуживающих того, чтобы их рассматривать как самостоятельные виды, и о том, что понятия о роде и виде взяты из логики; определенный интерес представляют взгляды Коржинского на единицы внутривидовой систематики. Статья «Семяпочка» иллюстрирована двумя оригинальными рисунками семяпочки и развития семени у *Aldrovanda vesiculosa* L., эмбриологией которой Коржинский занимался в период работы над магистерской диссертацией (Коржинский, 1887). Таких моментов можно было бы отметить много. Следовательно, статьи С. И. Коржинского в Энциклопедическом словаре представляют не только исторический, но и определенный научный интерес.

ЛИТЕРАТУРА

Б е р д ы ш е в Г. Д. и В. Н. С и п л и в и н с к и й. (1961). Первый сибирский профессор ботаники Коржинский. — К о р ж и н с к и й С. И. (1887). Материалы к географии, морфологии и биологии *Aldrovandia vesiculosa* L. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 17, 1. — Л и п ш и ц С. Ю. (1952). Русские ботаники. Ботаники России — СССР. Биографо-библиографический словарь, 4.

В. Н. Сипливинский.

Баргузинский заповедник,
Бурятская АССР.

Получено 14 XI 1973.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 [581.9+634.948 (476)

НИКОЛАЙ ДМИТРИЕВИЧ НЕСТЕРОВИЧ
(к 70-летию со дня рождения)

I. D. YURKEVICH, I. N. RAKHTEENKO AND L. V. KRAVCHENKO. NIKOLAI DMITRIEVICH NESTEROVICH. (TO THE 70TH BIRTH DAY)

Исполнилось 70 лет со дня рождения и 45 лет научной и общественной деятельности известного советского ботаника-дендролога, крупного специалиста в области систематики, интродукции и биологии древесных растений, заслуженного деятеля науки БССР, академика Академии наук БССР, доктора биологических наук, профессора, действительного члена Всесоюзного ботанического общества (с 1951 г.) Николая Дмитриевича Нестеровича.

Родился Н. Д. 25 июля 1903 г. в бедной крестьянской семье, в деревне Енцы Кормянского района Гомельской области.

Один из старейших сотрудников Академии наук БССР, талантливый организатор биологической науки в республике Н. Д. принадлежит к плеяде тех ученых, которым дорогу в науку, к расцвету творческих дарований открыла Великая Октябрьская революция.



Окончив в 1926 г. Гомельский лесной техникум, Н. Д. работал помощником лесничего Хойникского лесничества, а затем поступил на лесной факультет Белорусской сельскохозяйственной академии (г. Горки). На базе этого факультета в г. Гомеле был образован Белорусский лесотехнический институт, который Н. Д. успешно закончил в 1931 г. по специальности инженера лесного хозяйства.

Еще студентом Н. Д. проявил незаурядные организаторские способности и большую склонность к исследовательской работе. После окончания института он был назначен заведующим Ленинским учебно-опытным лесничеством института и одновременно ассистентом кафедры лесоводства.

В 1935 г. Н. Д. был командирован в аспирантуру Академии наук БССР, где в 1936 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Гибридизация тополей». Четыре следующих года, вплоть до начала Великой Отечественной войны, Н. Д. ведет научные исследования в Центральном ботаническом саду АН БССР, работая ученым секретарем, старшим научным сотрудником, заведующим отделом дендрологии.

Великая Отечественная война прерывает научную деятельность Н. Д. Ученый патриот с первых же дней войны находится в рядах Советской Армии. Политбоец, младший политрук, майор Нестерович с боями проходит тяжелый путь от Курской дуги до Берлина.

После демобилизации в 1946 г. из рядов Советской Армии Н. Д. возвращается на прежнюю работу в ЦБС АН БССР, а затем переходит на работу в Институт биологии АН БССР (ныне Институт экспериментальной ботаники АН БССР); здесь он занимает должности заведующего отделом дендрологии, заместителя директора по научной работе, и. о. директора. С большим энтузиазмом и энергией принимается он за восстановление и расширение коллекций древесных растений ЦБС, участвует в составлении «Флоры БССР». В этот период Н. Д. публикует ряд книг: «Технически-ценные древесные породы, внедряемые в леса БССР» (1949); «Акклиматизация древесных растений

в зеленом строительстве и лесном хозяйстве БССР» (1950); «Вьющиеся древесные растения для зеленого строительства БССР» (1951); «Деревья и кустарники для зеленого строительства БССР» (1952); «Шишки и семена хвойных пород Белорусской ССР» (1953). Эти работы посвящены интродукции, акклиматизации и плодоношению древесных растений, внедрению их в практику лесного хозяйства и зеленого строительства. Одновременно (1948—1952 гг.) он с большим увлечением и на высоком научном уровне читает в Белорусском лесотехническом институте курсы лекций по лесным культурам.

Обобщая свои многолетние исследования, Н. Д. в 1954 г. защищает в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР докторскую диссертацию «Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспективы их разведения в БССР». Эта крупная монография, опубликованная в 1955 г., впервые в условиях БССР дала решение ряда вопросов, касающихся биоэкологии древесных растений и их связи со средой. Наиболее важные разделы этого исследования: приживаемость, рост и развитие древесных экзотов в зависимости от их происхождения; характеристика плодоношения (83 вида); факторы, влияющие на заложение цветочных почек, цветение и плодоношение; анализ периодичности плодоношения древесных растений; разработка способов повышения их урожайности; разделение территории БССР на районы интродукции и обоснование этого районирования; методы внедрения экзотов в лесное хозяйство и зеленое строительство.

Продолжая свои исследования, Н. Д. сосредоточивает внимание на ряде вопросов теории и методах интродукции, на внедрении в народное хозяйство республики новых технически ценных быстрорастущих декоративных видов растений. Завершением этой работы было опубликование (1959—1961 гг.) при участии, под руководством и редакцией Н. Д. Нестеровича трехтомного труда «Интродуцированные деревья и кустарники в БССР». В этом труде подведены многолетние итоги работ по интродукции в Белоруссию древесных и кустарниковых растений Дальнего Востока, Средней и Восточной Азии, Сев. Америки, Сибири, Зап. Европы, Средиземноморья, Крыма и Кавказа. Изложен ряд вопросов теории и методы интродукции в зависимости от биологических особенностей растений и других факторов. Всесторонние исследования показали, что в Белоруссии растет 712 видов и 90 форм древесных и кустарниковых экзотов; приведены данные по их зимостойкости, продолжительности вегетационного периода, о росте и распространении их в БССР. Указано народнохозяйственное значение каждого вида, а также применение в культуре и возможное распределение по интродуцированным районам на территории БССР. Выявлены и рекомендованы для более широкого внедрения в культуру и производство на территории БССР 422 видов древесных и кустарниковых растений и 276 видов на территории смежных областей других союзных республик. Этот труд в настоящее время является наиболее полной сводкой по систематике и интродукции деревьев и кустарников БССР.

Дальнейшее углубленное изучение древесных и кустарниковых экзотов привело Нестеровича к разработке ряда малоизученных эколого-физиологических вопросов: отношение этих видов к влажности и кислотности почвы, к свету, температуре; изучение устойчивости к неблагоприятным факторам внешней среды, транспирации, фотосинтеза, ритма их жизнедеятельности. Научная разработка этих вопросов будет содействовать успешному и правильному решению проблемы интродукции технически ценных и декоративных древесных пород в Белорусской ССР. Эти исследования Н. Д. продолжает и в настоящее время. Из опубликованных в последнее время Нестеровичем или под его руководством монографий следует отметить: «Отношение древесных растений к влажности и кислотности почвы» (1966), «Плоды и семена лиственных древесных растений» (1967), «Зимостойкость и морозостойкость древесных растений Белоруссии» (1968), «Влияние света на древесные растения» (1969), «Древесные растения и влажность почвы» (1972).

Всего перу Н. Д. принадлежит более 130 опубликованных работ, в том числе 14 монографий. За большой вклад в развитие биологии Н. Д. в 1956 г. был избран академиком Академии наук БССР, а в 1967 г. ему присвоено почетное звание заслуженного деятеля науки Белорусской ССР.

Н. Д. ведет большую организационную работу. На протяжении 13 лет (1956—1969 гг.) он бессменно исполнял обязанности академика-секретаря Отделения биологических наук АН БССР. В мае 1969 г. Н. Д. был избран вице-президентом Академии наук; на этом посту он проработал до 25 января 1973 г., проявив себя крупным организатором биологической науки, требовательным, принципиальным и объективным руководителем и в то же время доступным и внимательным к нуждам своих подчиненных.

Член КПСС с 1927 г., Н. Д. всю свою разностороннюю научную и трудовую деятельность связал с комсомольской, партийной и общественной работой. С юношеских лет он всего себя отдавал делу партии, борьбе за утверждение новой жизни. Будучи еще студентом техникума, Н. Д. работал секретарем комсомольской организации, в Институте руководил партийной организацией факультета, а затем всего института. Работая в Академии наук БССР, Н. Д. неоднократно избирался членом партийного комитета, заместителем секретаря, секретарем парткома АН БССР. Он дважды был избран членом Минского горкома КПСС и трижды депутатом Исполнительного комитета депутатов трудящихся Советского района г. Минска. Н. Д. был ответственным редактором и членом редколлегии «Известия АН БССР» (сер. биол. наук), членом редколлегии Белорусской советской энциклопедии, заместителем главного редактора журнала «Доклады АН БССР». Он состоит членом ученых советов ряда институтов, членом редколлегий многих научных изданий, членом Президиума республиканского

общества «Охраны природы», членом ряда научных проблемных советов Академии наук БССР.

Большую работу ведет Н. Д. в Белорусском республиканском ботаническом обществе. Будучи членом Совета и Президиума этого Общества, он содействовал организационной и научной деятельности белорусских ботаников.

Много труда и энергии Н. Д. уделяет подготовке научных кадров. Он подготовил 12 кандидатов и одного доктора наук, Н. Д. является редактором многих монографий и научных сборников.

Исключительное человеческое обаяние, скромность и простота, высокое чувство долга, отзывчивость и доброжелательность снискали ему признание и уважение всей научной общественности республики.

Боевые заслуги Н. Д. Нестеровича в период Великой Отечественной войны, его плодотворная научная и многогранная общественная деятельность высоко оценены партией и правительством. Он награжден орденами Ленина, Октябрьской революции, Красной Звезды, Отечественной войны I и II степени, Знаком почета, восьмью медалями, в том числе двумя «За боевые заслуги», а также тремя почетными грамотами Президиума Верховного Совета БССР, многими почетными грамотами Президиума АН БССР и институтов АН БССР.

Свое 70-летие Н. Д. встречает в расцвете творческих сил, продолжая активную научную и общественную деятельность.

От имени всех знающих Н. Д. Нестеровича желаем ему доброго здоровья, неиссякаемой энергии, бодрости и дальнейших творческих успехов на благо советской науки.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ КНИГ Н. Д. НЕСТЕРОВИЧА

1949. Азеляненне школ. Дзярж. Выдавецтва БССР, MIнск : 1—79. (Сумесна з А. С. Мерло). Технически ценные древесные породы, внедряемые в леса БССР. Изд. АН БССР, Минск: 1—56. (Совместно с А. Ф. Ивановым, Н. И. Чекалинской).

1950. Акклиматизация древесных растений в зеленом строительстве и лесном хозяйстве БССР. Изд. АН БССР, Минск : 1—43.

1951. Вьющиеся древесные растения для зеленого строительства БССР. Изд. АН БССР, Минск: 1—70. (Совместно с Н. И. Чекалинской).

1952. Деревья и кустарники для зеленого строительства БССР (редакторы С. Я. Соколов и Н. Д. Нестерович). Изд. АН БССР, Минск : 1—253. (Совместно с В. П. Малеевым, П. Ф. Лысоконем, Н. И. Костюкевичем, В. С. Пронько).

1953. Шишки и семена хвойных пород Белорусской ССР. Изд. АН БССР, Минск : 1—123. (Совместно с Н. И. Чекалинской).

1955. Плодоношение интродуцированных древесных растений и перспектива разведения их в Белорусской ССР. Изд. АН БССР, Минск : 1—382.

1957. Минеральное питание и плодоношение древесных растений. Изд. АН БССР, Минск : 1—74. (Совместно с А. В. Пономаревой).

1959. Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР (редактор Н. Д. Нестерович). Изд. АН БССР, Минск : 1—352. (Совместно с А. Ф. Ивановым, Е. В. Ивановой, А. В. Пономаревой, Р. Г. Сироткиной, Н. И. Чекалинской и др.).

1960. Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР (редактор Н. Д. Нестерович). Изд АН БССР, Минск 1 — 297. (Совместно с А. Ф. Ивановым, Е. В. Ивановой, А. В. Пономаревой, Е. Н. Смольской, Н. И. Чекалинской и др.).

1961. Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР (редактор Н. Д. Нестерович). Изд. АН БССР, Минск : 1—333. (Совместно с А. Ф. Ивановым, Е. В. Ивановой, А. В. Пономаревой, Е. Н. Смольской, Н. И. Чекалинской и др.).

1967. Плоды и семена лиственных древесных растений. Изд. «Наука и техника», Минск : 1—286. (Совместно с Н. И. Чекалинской, Ю. Д. Сироткиным).

1969. Влияние света на древесные растения. Изд. «Наука и техника», Минск : 1—175. (Совместно с Г. И. Маргайликом).

1972. Древесные растения и влажность почвы. Изд. «Наука и техника», Минск : 1—149. (Совместно с Т. Ф. Дерюгиной).

И. Д. Юркевич, *И. Н. Рахтеенко* и *Л. В. Кравченко*.

Институт экспериментальной ботаники
Академии наук БССР
и
Белорусское республиканское
ботаническое общество,
г. Минск.

Получено 12 III 1973.

ХРОНИКА

УДК 019.941 (47+57)006.3 : 93/99 (265.51)

КРАТКИЙ ОБЗОР ДОКЛАДОВ НА ВСЕСОЮЗНОМ СОВЕЩАНИИ ПО ПРОБЛЕМАМ БЕРИНГИЙСКОЙ СУШИ (ХАБАРОВСК, 10—15 V 1973)

B. A. YURTSEV. A BRIEF REVIEW OF THE PAPERS READ AT THE ALL-UNION CONFERENCE ON THE PROBLEMS OF BERINGIAN LAND (KHABAROVSK, 10—15 V 1973)

В середине мая 1973 г. в Хабаровске состоялся всесоюзный симпозиум (с участием иностранных ученых) на тему «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун». Симпозиум был организован Дальневосточным научным центром АН СССР. Его непосредственной подготовкой и проведением занимался новый магаданский Институт биологических проблем Севера, а директор института, член-корр. АН СССР В. Л. Контримавичус стал председателем оргкомитета. Ко времени открытия симпозиума на русском и английском языках был издан сборник подробных тезисов 79 докладов.[1] На совещании организаторы обеспечили синхронный перевод докладов и выступлений на русский и английский языки. На заседаниях были заслушаны 51 доклад (из них 15 сделаны зарубежными учеными) и 17 сообщений. Почти все заседания носили пленарный характер.

Официальное открытие симпозиума состоялось 10 мая. С приветствиями участникам выступили председатель оргкомитета В. Л. Контримавичус, а также представитель Дальневосточного научного центра АН СССР, и от имени гостей — Д. М. Хопкинс (США).

Первое рабочее заседание началось в тот же день. Были прочитаны четыре больших доклада по различным крупным разделам берингиологии.

В докладе **Б. А. Юрцева** (Ленинград) проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии освещались в значительной степени на ботанико-географическом и флористическом материале. Сделана попытка упорядочить употребление некоторых названий, применяемых при описании истории приберингийских территорий; предложены определения соответствующих палеогеографических понятий (Берингийский мост суши, Берингийский перешеек, Берингия как палеогеографическая и палеобиогеографическая страна, существовавшая лишь в периоды осушения пролива), а также определение биогеографического понятия «Берингийский сектор Голарктиса», относящегося и к эпохам трансгрессий, и к эпохам регрессий. На основании флористических и других данных Берингийский сектор ограничивается территорией от горного правобережья Колымы до горного левобережья Макензи. Подчеркиваются флористические и другие отличия Берингийского сектора от неизменно континентальной территории Северной Ангариды и от океанического по природному режиму архипелага Хультении (Командоро-Алеутская цепь островов и некоторые соседние территории). Рассматривается статическая модель природной зональности Берингии (с тремя зонами) в эпоху полного осушения шельфа; впервые обоснована вероятность широкого распространения во внутренней и отчасти северной зонах засоленных субстратов и галофильных растений. Аргументируется положение о том, что миграции континентальных и океанических элементов флоры через Берингию были приурочены в основном к разным фазам осушения шельфа; исходя из этого, предложена динамическая модель перестройки ландшафтов Берингийского перешейка в разные фазы каждого крупного цикла осушения в зависимости от широты «моста суши». На этой основе предпринята попытка конкретизировать пути расселения по Берингийскому мосту суши некоторых видов растений с узким ареалом. В заключение выдвинуто более широкое понятие «Мегаберингия». Мегаберингия — это блок фитохорий, самобытных по своей истории и флоре, но связанных тесным многократным флористическим обменом через Берингийский

[1] «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». Тезисы докладов Всесоюзного симпозиума, Хабаровск, 1973, 215 стр., тираж 500 экз. (Английский вариант напечатан на ротопринте тиражом 100 экз.).

сектор; благодаря этому весь блок играл роль основной «флорогенетической лаборатории» северных зон Голарктиса; кроме Берингийского сектора, в Мегаберингию входят Хультения, «Охотия», север Ангариды и другие территории, а в эпоху раннеплейстоценовой регрессии в нее входила и бо́льшая часть Эоарктики.

В докладе **Д. М. Хопкинса** (г. Менло-Парк, США) дана серия палеогеографических реконструкций для района Берингова пролива и смежных территорий в последние 25 тыс. лет их истории; подведены итоги новейших американских исследований по морской геологии области Берингийского шельфа с широким применением изотопных методов геохронологии. Демонстрировались детальные карты топографии шельфа в области Берингова пролива с восстановленными палеодолинами рек, озерами и т. д.; на другой серии карт показано соотношение суши и моря в разные отрезки позднейшего плейстоцена. По новым данным, максимальное осушение шельфа за последние 25 тыс. лет имело место около 18 тыс. лет назад (до —90— —100 м); впервые пролив восстановился приблизительно 13 тыс. лет назад, а о. Св. Лаврентия отделился от Аляски примерно 12 тыс. лет назад; однако и в это время пролив был очень узким, своего рода широкой рекой, прорезавшей неширокий перешеек. Как подчеркнул докладчик, не на всем пространстве области Берингийского шельфа рельеф был плоским, имелись участки и с достаточно расчлененным рельефом. В позднем висконсине область вечной мерзлоты и «тундростепной» растительности распространялась почти до южных пределов Берингии (о-ва Прибылова, берега Бристольского залива), оттесняя полосу кустарниковых тундр, по-видимому, к узкой кромке побережья. 12 тыс. лет назад «тундростепь» повсеместно сменилась кустарниковой тундрой с обильной карликовой березкой. Наибольшее потепление на западе Аляски наблюдалось в раннем голоцене; аналогичное потепление, по-видимому, началось в последние 30 лет. Наблюдения над древними формами рельефа позволяют реконструировать для отдельных фаз направление палеоветров. Обосновывается эоловая теория происхождения своеобразных «лёссов» Аляски.

В обстоятельном докладе **Ю. А. Мочанова** (Якутск) освещены новейшие богатые находки якутских археологов. Находки в дюктайских пещерах на Алдане и в других районах Якутии показали, что около 35 тыс. лет назад на востоке Вост. Сибири возникла традиция двусторонней обработки орудий (бпфасов), принадлежавшая охотникам на мамонтов и других крупных «верхнепалеолитических» животных. Она удержалась в виде «дюктайской культуры» на территории Якутии вплоть до конца плейстоцена. Близкое типологическое сходство дюктайских изделий с палеоиндейскими (юг США, Мексика) позволяет говорить о заселении Америки «дюктайцами» в период с 33—30 тыс. лет назад примерно до 10.5 тыс. лет назад; в это время «дюктайскую культуру» на северо-востоке Сибири сменила «сумнагинская», принадлежавшая охотникам на лося и северного оленя, пришедшим со стороны Енисея.[1] Некоторые особенности каменных изделий древних индейцев (желобчатые наконечники дротиков, отсутствие клиновидных нуклеусов), очевидно, сложились на территории Америки.

Утреннее заседание 11 мая было посвящено третичной палеогеографии Берингии и дочетвертичным миграциям позвоночных. Серию палеогеографических карт Берингии, относящихся к разным отрезкам палеогена и неогена, продемонстрировали в своем докладе **С. Ф. Бискэ** * [2] **и Ю. П. Баранова** (Новосибирск). Докладчики широко используют палеоботанические материалы, проводя временные корреляции с данными по Аляске. Берингов пролив возникал дважды — в позднем миоцене и позднем плиоцене в виде узкого желоба, огибавшего Чукотский полуостров с юга и востока; связи Азии с Америкой осуществлялись в относительно высоких широтах, тогда как в области низовий Анадыря, Парапольского дола и Пенжинской депрессии сохранялся морской режим. В олигоцене—неогене произошла активизация орогенных процессов, эволюция климата от теплоумеренного океанического до холодноумеренного и более континентального. Можно более или менее уверенно говорить о формировании с конца олигоцена пояса горных темнохвойных лесов на северо-востоке Азии (на Аляске — со среднего миоцена); в конце миоцена, вероятно, сложился пояс гольцов на северо-востоке Азии. Для раннего—среднего плиоцена принимается формирование лесотундры на севере, сменявшейся южнее мелколиственными и светлохвойными лесами с примесью темнохвойных и лишь у южного побережья Берингии — темнохвойной тайгой; для позднего плиоцена принимается формирование зоны гипоарктических тундр. Наибольшее сходство флор азиатской и американской частей Берингии устанавливается для раннего—среднего миоцена; к концу неогена сходство уменьшается в связи с прогрессирующей дифференциацией рельефа и изменением обстановки в районе Берингова пролива. Существенной стороной стратиграфических построений докладчиков является увеличение возраста ископаемых комплексов с экзотическим набором хвойных и широколиственными породами с позднеплиоценового—эоплейстоценового (как принималось ранее) до олигоцен—миоценового.

В зачитанном на заседании докладе **Л. К. Габуния** (Тбилиси) показано существование нескольких крупных циклов обмена между фаунами млекопитающих Азии и Сев. Америки на протяжении палеогена: в палеоцене—эоцене (исключая поздний), в начале олигоцена и, возможно, в самом конце олигоцена (т. е. с двумя крупными

---

[1] Эта смена отражала климатические и ландшафтные перемены: смягчение климата, замену тундростепных ландшафтов таежными и тундровыми, что сопровождалось вымиранием некоторых крупных млекопитающих позднего плейстоцена.

[2] Звездочкой здесь и далее выделен один из соавторов, прочитавший коллективный доклад.

перерывами). Миграции чаще были направлены из Азии в Америку, где эволюция многих групп протекала медленнее. В палеоцене Европа соединялась с Америкой, но была отделена от Азии Тургайским проливом, так что отчасти связи Европы с Азией осуществлялись через американский континент.

В докладе **В. И. Жегалло** (Москва) показано, что на протяжении неогена имели место три периода интенсивного обмена между фаунами млекопитающих Старого и Нового Света: ранний миоцен, грань среднего и позднего миоцена, средний—поздний плиоцен. Так, во втором туре обмена в Евразию проник гиппарион, возможно — первые верблюдовые, в Америку — представители отрядов тигровых и медвежьих, мастодонт и др.; в третьем туре в Евразию пришли верблюды (Paracamelus и др.), лошади (Plesippus), волк, лиса, в Америку — ряд других родов. По данным докладчика, в раннем миоцене мигрировали животные влажных лесов, кустарников и луговин, в нижнем—среднем миоцене — животные саванн и сухих редколесий, в плиоцене — степей. Для первого цикла он считает наиболее вероятными миграции через северную часть Атлантики, хотя синхронные фауны Азии сейчас еще слабо изучены. Для второго и третьего циклов Жегалло также ставит вопрос о возможности миграции через север Атлантики, ссылаясь на данные о том, что Вост. Сибирь на протяжении обоих этапов была покрыта лиственно-темнохвойными лесами. Однако, как было отмечено в ходе обсуждения доклада, какие-либо геологические данные о неогеновом соединении Европы с Америкой в области Северной Атлантики отсутствуют, а реконструкция для этих районов степной или саванной растительности в миоцене и плиоцене едва ли выдерживает критики. По мнению докладчика, при наличии регулярных соединений континентов в неогене миграции через них ограничивались в основном экологическими барьерами; мигрировали доминантные формы с высоким экологическим потенциалом.

Вечернее заседание 11 мая было посвящено морским трансгрессиям, приводившим к открытию Берингова пролива, и берингийским миграциям морских организмов. В центре внимания стояли доклады геологов **О. М. Петрова** (Москва) и **Д. М. Хопкинса** (Менло-Парк, США), исследователей азиатского и американского побережий Берингова пролива; темы их докладов были очень близки. За время, прошедшее с момента выхода книги «Берингийский мост суши» (1967 г.), взгляды этих исследователей несколько сблизились, чему способствовал и опыт их совместной работы у берегов Аляски летом 1971 года. Так, за истекшее время доказана идентичность трансгрессий пинакульской и эйнанутской, крестовской и коцебу, описанных параллельно на берегах Чукотки и Аляски; отложения эйнанутской трансгрессии на Аляске датированы изотопным методом; поэтому обе трансгрессии сейчас относят к среднему плейстоцену. При этом Хопкинс считает, что обе они могли соответствовать разным стадиям крупной предиллинойской трансгрессии, разделенным регрессией; на Аляске соответствующие им древние морские террасы (высотой до 200 м над ур. м.) сильно деформированы и трудно разделяются. Петров предполагает, что во временно́й интервал, разделяющий эти трансгрессии, Берингийская суша существовала в относительно теплую климатическую фазу. Обе среднеплейстоценовые трансгрессии были холодноводными, особенно крестовская—коцебу, когда волна высокоарктических моллюсков и фораминифер наводнила Берингово море, проникнув и в Охотское. Хопкинс объясняет это изменением режима морских течений (сильное холодное течение у азиатского берега; сейчас же преобладает вынос теплой воды через пролив на север); интересно, что в ту же эпоху арктические моллюски наводнили и Северное море Европы. Многие отложения данной трансгрессии у берегов Чукотки и Аляски имеют мореноподобный (ледниково-морской) характер. По мнению Хопкинса, вызванное этой трансгрессией горное оледенение Чукотки переросло в покровное, охватившее Чукотский полуостров, Корякию, всю Камчатку и приведшее к эвстатическому осушению шельфа (у берегов Чукотки сохранился «гляциоизостатический» залив); чукотский ледник дополз до о. Св. Лаврентия, деформировав дно пролива. Петров подвергает сомнению приводимые Хопкинсом доказательства существования чукотского ледникового щита, считая крестовскую трансгрессию и среднеплейстоценовое оледенение синхронными; однако он также говорит о вероятном осушении пролива в конце среднего плейстоцена, о чем свидетельствует характер контакта отложений среднеплейстоценовой и ранней позднеплейстоценовой трансгрессий (признаки сильного размыва). Ранняя позднеплейстоценовая трансгрессия (валькатленская—пелукская, она же казанцевская, бореальная, рисс-вюрмская) была относительно тепловодной и, по данным Хопкинса, разделялась на две фазы короткой регрессией. Пелукская морская терраса имеет высоту обычно не более 10 м и вложена в морскую террасу двух предшествующих среднеплейстоценовых трансгрессий, когда подъем уровня моря был максимальным за все кайнозойское время. Более поздняя, средневисконсинская, трансгрессия (аналог трансгрессии «каргинского межледниковья») сопровождалась поднятием уровня моря до отметки —20 м у берегов Аляски. Если же говорить о более ранних морских трансгрессиях позднего кайнозоя, то достаточно хорошо доказано существование пролива в позднем миоцене и в позднем плиоцене («берингийская трансгрессия» 3—2.5 млн лет назад); открытие же пролива около 1 млн лет назад («анвильская трансгрессия») ныне подвергается сомнению. Если прежде Хопкинс объяснял четвертичные трансгрессии и регрессии в районе Берингова пролива исключительно гляциоэвстазией (изменением уровня океана в связи с ростом и таянием ледниковых щитов), то сейчас он признает также влияние местных тектонических факторов и гляциоизостазии (погружения и поднятия участков земной коры под давлением ледника).

Значение берингийского сухопутного (и мелководного!) барьера для формирования фауны морских беспозвоночных (моллюсков, кораллов) северной части Тихого океана было рассмотрено в докладе **С. В. Краснова** * и **Г. А. Евсеева** (Владивосток).

В первой половине дня 12 мая состоялись два заседания, посвященных трансберингийским миграциям млекопитающих в позднем кайнозое и происхождению холодоустойчивых флор и фаун.

В докладе **А. В. Шера** (Москва) основной упор был сделан на рассмотрении состава фауны берингийских млекопитающих в холодные и сухие эпохи широкого осушения шельфа и сопоставлении ее с приблизительно синхронными фаунами удаленных от Берингии частей Евразии и Сев. Америки. Особенно важен свежий материал по нижнеплейстоценовым и раннесреднеплейстоценовым фаунам низовий Колымы («олерская» и «крестовская» свиты Шера) и северного побережья п-ова Сьюард (новые данные Гатри и Мэтьюза по району мыса Десит). Этот материал позволяет считать фауну раннеплейстоценовой континентальной Берингии прообразом и непосредственным истоком средне- и позднеплейстоценовой «перигляциальной» («тундростепной», «верхнепалеолитической») фауны Голарктики. В полнее изученной олерской свите представлены архаичные копытный и обский лемминги, архаичные овцебыки, остатки северного оленя в сочетании с архаичными лошадью, лосем, бизоном, мамонтом; повсеместно следы вечной мерзлоты; спорово-пыльцевые спектры близки к тундростепным, имеются находки арктических жесткокрылых и т. д. В несколько более древней фауне Кейп-Десит представлены более архаичная форма предка копытного лемминга и близкие сородичи основных олерских млекопитающих; по тем же слоям восстанавливается тундровый ландшафт с полярной границей леса, образованной лиственницей, с вечной мерзлотой и т. д. В этот и последующие крупные циклы обмена млекопитающими открытых пространств между Азией и Америкой заселение более южных и восточных территорий Сев. Америки нередко проходило с большим запозданием (что часто объясняют наличием ледникового барьера в северных Кордильерах). В фаунах олерской и Кейп-Десит обнаруживаются предки некоторых более молодых позднеплейстоценовых родов, эндемичных для Сев. Америки (Cervalces, Bootherium и др.). На основе этих и других данных А. В. Шер выдвигает важный тезис о том, что Берингия (в самом широком ее понимании, включая север Ангариды) явилась колыбелью холодостойкой арктической и субарктической фауны и что правильнее говорить не о миграциях из Старого Света в Новый, а о радиации представителей этой фауны как в Старый, так и в Новый Свет.

Доклад **Б. Куртена** (Хельсинки) был посвящен трансберингийским миграциям хищных млекопитающих в плейстоцене. Намечается несколько этапов интенсивных миграций; один из самых интенсивных — в бланкское время (3.5—4.5 млн лет назад?). Выявлено не менее 13 примеров трансберингийских миграций хищных животных, из которых 8 обоснованы на палеонтологическом материале по плейстоцену.

Х. Тобин (Майнц, ФРГ) подробно рассмотрел позднекайнозойские миграции через Берингию хоботных и зайцеобразных в связи с экологией животных и вероятной ландшафтно-климатической обстановкой в Берингии. В таком же плане объясняется им и непроникновение с соседнего континента в Америку или Азию некоторых родов двух изученных отрядов. Это говорит о значении Берингии не только как моста суши, но и как фильтра, определяющего возможный состав мигрантов (с позднего плиоцена это были только холодовыносливые животные).

На втором дневном заседании **С. Я. Сергин** * и **М. С. Щеглова** (Владивосток) в своем докладе предложили теоретическую реконструкцию климата Берингийской суши в ледниковые эпохи (фазы максимального осушения шельфа), исходя из математической модели зависимостей основных климатообразующих процессов друг от друга и от астрономических факторов. Полученная реконструкция постулирует непрерывное улучшение климата при движении от южного побережья Берингийского перешейка на север; для широты о. Врангеля «восстанавливается» среднеиюльская температура +13°, для января —45°, 120 мм осадков и снеговой покров мощностью 24 см. Делается вывод о повышении продуктивности злаков в этих условиях как базы для питания крупных млекопитающих. Однако, как подчеркнули выступившие в прениях, при подобном сочетании условий следовало бы ожидать развития лесной растительности в области шельфа, в то время как палеоботанические материалы говорят о выпадении не только деревьев, но и крупных кустарников. Следовательно, модель не учитывает действия ряда существенных климатообразующих факторов тех эпох, одним из которых мог быть интенсивный перенос холодных воздушных масс из Арктики летом (когда Ледовитый океан оставался покрытым сплошным панцирем льда).

Доклад **Р. Е. Гитерман** (Москва) представлял существенное дополнение к докладу А. В. Шера. Были использованы палеоботанические материалы, полученные из тех же слоев, в которых изучались нижне-, средне- и позднеплейстоценовая фауны района низовий Колымы. Для времени олерской свиты (миндель?) восстанавливаются резко континентальные гипоарктические ландшафты с повышенной ролью травянистых и иных ксерофитов (наличие пыльцы *Eurotia ceratoides*, галофита *Suaeda corniculata*, обилие злаков, полыней, *Selaginella sibirica*); здесь же найдены арктические и аркто-альпийские виды: *Cochlearia arctica*, *Rumex arcticus*, *Oxyria digyna* и др. Отмечается присутствие лиственницы, кустарниковых берез и ольхи; восстанавливаются сложная комплексность и контрастность растительного покрова. Для среднего и позднего плейстоцена восстанавливаются типичные «перигляциальные», «тундростепные» ландшафты (данные по периодам с более влажным и теплым климатом в докладе не рассматриваются).

В коротких сообщениях **А. В. Шера** * и **В. И. Зажигина** (Москва) и **А. К. Агаджаняна*** (Москва) была рассмотрена палеонтологическая история характерного арктического рода — копытного лемминга (Praedicrostonyx → Dicrostonyx) с позднего плиоцена—раннего плейстоцена до позднего плейстоцена. Установлено американское происхождение рода, выявлены первые этапы его истории в Берингии, основные миграции на запад Евразии в холодные эпохи рисса и вюрма.

На вечернем заседании 12 мая были заслушаны 4 коротких палеоботанических доклада о растительности Берингии и соседних районов в позднем кайнозое.

В докладе **Г. Г. Карташовой** (Москва) на основании палинологических данных освещена история растительности в низовьях Яны и Омолоя с эоцена по голоцен. Основные тенденции смен согласуются с данными Бискэ и Барановой по более восточным районам. Обращает внимание постоянный перевес в составе лесов светлохвойных компонентов *(Larix, Pinus)* над темнохвойными.

М. П. Гричук (Москва) изложила некоторые результаты многолетних палеопалинологических исследований по позднекайнозойской истории флоры индигирско-колымского водораздела, верховий Колымы и других районов крайнего северо-востока Азии. Установленная ею основная последовательность смен растительных ландшафтов согласуется с прежними данными А. П. Васьковского, но вносится много существенных уточнений (включая датировки фаз) и дополнений. Большой интерес представляет обнаружение в позднеплиоценовых и раннеплейстоценовых отложениях южных нагорий Северо-Востока пыльцы *Selaginella selaginoides*, позднее исчезнувшей из спектров, а в среднеплейстоценовых — пыльцы *Koenigia islandica*, и особенно — восстановление палеонтологической истории на северо-востоке Азии реликтового травянистого аркто-альпийского рода *Claytoniella* американского происхождения.

Поль Колинво (Колумбус, США) представил результаты изучения спорово-пыльцевых спектров из донных отложений шельфовой области Берингова и Чукотского морей и с территории Аляски. Для большей части времени осушения шельфа в позднем висконсине на «мосту суши» реконструируется тундростепной ландшафт, характеризующийся резким преобладанием пыльцы травянистых растений (особенно злаков, полыней и др.), отсутствием пыльцы хвойных и ольховника, малочисленностью пыльцы карликовой березки. Эти ландшафты, по данным докладчика, почти достигали южного побережья. Дружное появление пыльцы ели в районе западной части п-ова Сьюард и на востоке современного шельфа в самом конце плейстоцена сигнализирует о существовании рефугиума древесной растительности где-то в районе нижнего течения рек Кускоквим и Юкон (в области шельфа). В районе среднего течения Юкона (также не оледеневавшем) ель появилась намного позднее.

В докладе **А. В. Ложкина** (Магадан) на основе новейших радиоуглеродных датировок намечена хронология событий позднего плейстоцена и голоцена на западе Магаданской области. Интересны данные докладчиков о далеком продвижении на север древесной растительности на Зап. Чукотке и северо-востоке Якутии не только в казанцевское и каргинское межледниковья, но и в первую половину зырянской эпохи (пневый горизонт в основании 25-метровой террасы р. Б. Хомус—Юрях, в 100 км к северу от современной границы леса, с ископаемой древесиной лиственницы, возраст которой около 42 тыс. лет); это потепление сопоставляется с одним из межстадиалов висконсина, установленных для Сев. Америки («порт-толбот II»). Каргинское потепление датируется временем 32—22 тыс. лет назад, среднеголоценовое потепление — временем 8—4.5 тыс. лет назад.

Вечером того же дня состоялись 3 коллоквиума с короткими сообщениями по вопросам геологии и палеогеографии, зоологии и археологии.

Утреннее заседание 14 мая было посвящено трансберингийским связям в современной фауне Голарктики.

В докладе **Ф. Б. Чернявского** (Магадан) эти связи рассматриваются по данным о млекопитающих Чукотки и Аляски и соседних территорий обоих континентов. Особое внимание уделено выяснению расового состава и степени обособленности близких американских и азиатских таксонов. В свете новейших исследований число амфиберингийских видов млекопитающих оказалось более низким, чем ранее предполагалось: 15 вместо 21 (из этой группы исключены арктическая землеройка, заяц-беляк, северная пищуха, черношапочный сурок, копытный лемминг, вид узкочерепной полевки). Данные о степени обособленности американских и азиатских таксонов говорят по крайней мере о трехкратном сухопутном соединении двух континентов в плейстоцене. Докладчик ставит под сомнение правомочность проведения границы между Палеарктической и Неарктической зоогеографическими областями в области Берингова пролива (в отношении млекопитающих). Анализ стаций амфиберингийских млекопитающих позволяет сделать вывод о том, что во второй половине плейстоцена на территории Берингийской суши преобладали равнинные и горные тундры, «тундростепи», лесотундровые участки и пойменные леса.

Р. Д. Гатри (Фэрбенкс, США) с позиций популяционной экологии подошел к объяснению установленного для целого ряда групп плейстоценовых млекопитающих закономерного (циклического) увеличения в холодно-сухие ледниковые эпохи общих размеров тела (в частности, «социальных органов», «предназначенных» для общения с другими животными, например рогов) и их уменьшения в межледниковья. Он связывает это с обилием высококалорийного травянистого корма в «тундростепи» в течение короткого и сухого лета с сильными ветрами; в долгое и трудное зимнее время смертность была очень велика, что снимало летнюю конкуренцию из-за пищи; происходил отбор быстро растущих форм. Измельчание многих животных в межледниковья (кстати,

предшествовавшее вымиранию части видов) говорит о возрастающем «негостеприимстве» летнего сезона, смене злаков и разнотравья мхами, кустарничками и др. Доклад вызвал большой интерес благодаря постановке многих актуальных вопросов на стыке экологии и палеогеографии.

В докладе **Н. Н. Воронцова** * и **Е. А. Ляпуновой** (Владивосток) подведены итоги новейших исследований в области биосистематики (в первую очередь кариосистематики) и геногеографии идентичных и родственных видов и групп млекопитающих Азии и Сев. Америки. Применение методов этих наук позволяет отличить случаи морфологической конвергенции родственных американских и азиатских таксонов, обитающих в сходных условиях, от случаев их действительной идентичности, говорящей о недавней миграции, а также выявить генетическое родство морфологически далеко разошедшихся форм. Так, оказались генетически близкими виды пищухи из Алтая и Британской Колумбии, южносибирский длиннохвостный и колумбийский суслики (северо-западные прерии) и т. д., зато не подтверждена конспецифичность азиатских и американских популяций арктической землеройки, северной пищухи и др. В то же время появляются новые критерии для суждения о направлении миграций; так, чукотские популяции суслика Cytellus parryi, как и аляскинские, обладают только двумя определенными типами трансферринов, тогда как канадские — пятью, что говорит о вероятном заселении Берингии со стороны Америки. Кариологические данные позволяют предполагать, что снежный баран Сев.-Вост. Азии (Ovis nivicola) происходит от O. dallii (Аляска: хр. Брукса и др.), O. dallii — от O. canadensis (Скалистые горы), а последний — от южносибирско-среднеазиатских горных баранов (древняя миграция). Напротив, аляскинский сурок (Marmota broweri), по-видимому, происходит от северо-восточноазиатского черношапочного сурка, более древнего деривата американских сурков. Для плейстоцена можно проследить не менее двух (вероятнее три) циклов трансберингийских миграций, из них наиболее ранний — в нижнем плейстоцене. В противоположность мнению многих палеонтологов показано, что и в позднем плейстоцене некоторые миграции млекопитающих через Берингию были направлены из Америки в Азию, хотя преобладали миграции в противоположном направлении.

В докладе **В. Л. Контримавичуса** (Магадан) сопоставляются трансберингийские миграции куньих и их гельминтофауны; показана значительная обособленность гельминтофаун Неарктики и Палеарктики (только 14% общих видов и 40% общих родов), несмотря на то что имело место девять миграций куньих между Старым и Новым Светом. Препятствием для обоснования паразитных червей в новой области может служить неподходящая экологическая обстановка, отсутствие промежуточных хозяев и т. д.

В докладе **В. Г. Кривошеева** (Магадан) проведен ландшафтный, экологический и зоогеографический анализы фауны млекопитающих Сев.-Вост. Азии и ее сопоставление с фауной Аляски; они содержат соответственно 44 и 46 видов млекопитающих, из них 11—18 (24.4—40.0%, в зависимости от трактовки ряда групп) общие; общность же фаун Сев.-Вост. Азии и Западной Якутии равна 86.3%. Экологически комплексный характер фауны Северо-Востока отражает мозаичность горных ландшафтов и, по мнению докладчика, может служить моделью еще более комплексной «мамонтовой», или «лемминговой», фауны плейстоцена.

А. И. Куренцов (Владивосток) на основе сравнения энтомофауны бабочек Палеарктики и Неарктики с учетом морфологической дивергенции, ареалов и экологии родственных таксонов показал существование в кайнозое нескольких циклов обмена через Берингию, из них не менее трех в четвертичное время.

К. Б. Городков (Ленинград) на основе ревизии двух семейств двукрылых выявил трансберингийские связи среди арктических, бореальных и неморальных представителей этих семейств и предположительно оценил возраст их миграций.

Н. К. Верещагин (Ленинград) рассказал о берелехском «кладбище» мамонтовой фауны (низовья Индигирки) и об условиях захоронения животных.

Вечернее заседание 14 мая было посвящено ботаническим докладам; к сожалению, более половины намеченных докладов (включая оба доклада зарубежных коллег) не было сделано из-за того, что докладчики не смогли прибыть в Хабаровск.

В. В. Петровский (Ленинград) показал разнообразные связи флоры о. Врангеля, насчитывающей (согласно его последнему обзору) 312 видов, из них почти 80% встречается и в Америке. В группе нециркумполярных видов преобладают связи с континентальными районами северо-востока Сибири; преимущественно восточные связи эндемиков острова (с американскими или узкоберингийскими видами) говорят о более долгой (и более частой?) изоляции острова от восточных территорий в эпохи берингийских трансгрессий. Обсуждаются пути и условия проникновения на территорию острова разных групп растений.

А. П. Хохряков (Магадан) обсуждает распространение и экологическое поведение в пределах Колымского нагорья разных представителей широко понимаемого им берингийского элемента флоры; высказаны соображения о происхождении различных эколого-географических групп видов, рассматриваемых докладчиком одновременно и как флорогенетические элементы. Значительная часть их — местные производные аркто-третичной флоры, другие — иммигранты с нагорий внутренней Азии и из внутренних районов Северной Америки.

Г. Э. Куренцова (Владивосток) в кратком обзоре поясности растительности Сихотэ-Алиня отмечает тесные связи с флорой Сев. Америки многих представителей

различных высотных поясов — от неморального и таежного до гольцового; кратко рассматривается последовательность становления этих связей.

Доклад **И. И. Букс** (Иркутск) был посвящен краткой характеристике поведения и распространения на востоке Сев. Азии представителей берингийской фратрии формаций бореального типа растительности (согласно взглядам В. Б. Сочавы).

А. П. Васьковский (Магадан) рассказал о новых находках в плиоценовых и раннеплейстоценовых отложениях на северо-востоке Азии шишек елей, сосен и лиственниц, близких к американским видам. Особый интерес представляет обнаружение шишек лиственницы, описанной из плиоценовых отложений нерской впадины (бассейн среднего течения Индигирки), — *Larix minuta* (Vassk.) Dorof. в нижнеплейстоценовых отложениях низовий Колымы (сборы А. В. Шера) и. . . в среднеплиоценовых (Lava Camp) и нижнеплейстоценовых (Cape Deceit) отложениях северного побережья п-ова Сьюард (Западная Аляска); здесь эта порода образовывала северную границу леса (см. выше).

Выступая в прениях, **Д. М. Хопкинс** сообщил о новых работах американского палеоботаника Дж. Волфа по изучению неогеновой растительности Аляски. Обильная примесь темнохвойных пород установлена для раннемиоценовых горных флор Центральной Аляски. В позднем миоцене богатые хвойные леса с примесью листопадных деревьев росли на территории о-вов Прибылова, в области шельфа Берингова моря, на арктическом побережье Аляски, на Канадском Арктическом архипелаге (формация Бофор); хвойные леса обитали к югу от Нома (по данным подводного бурения) до раннего плейстоцена. Это заставило Волфа пересмотреть его прежний тезис об изоляции темнохвойных лесов Азии и Америки с самого начала становления хвойной зоны в Берингии, т. е. с позднего миоцена.

Д. П. Воробьев (Владивосток) сообщил сведения об американском элементе во флоре Северных и Средних Курил (10—15%).

Председательствовавший на вечернем заседании **Б. А. Юрцев**, подытоживая заслушанные доклады и выступления, отметил, что данные В. В. Петровского о связях флоры о. Врангеля хорошо согласуются с положением его территории у восточной окраины Чукотского континентального подсектора Берингийского сектора; изучение ныне затопленного рельефа соседних районов шельфа позволяет конкретизировать пути и условия проникновения на территорию острова многих видов. Данные о связях флоры Колымского нагорья, Сихотэ-Алиня и других притихоокеанских районов Сев. Азии показывают, что «берингийский» и «американский» элементы играют здесь хотя и заметную, но все же подчиненную роль по сравнению с азиатскими, восточноазиатскими и автохтонными охотскими и другими видами и группами; горный характер и горные истоки таежных и гольцовых комплексов объясняют их значительную самобытность; не случайно в «берингийской фратрии» среди основных доминант преобладают виды, не имеющие близких сородичей в Америке, так что это скорее «охотская фратрия». Однако «Охотия» с ее переменным климатическим режимом, являясь древним очагом формирования субокеанических и субконтинентальных элементов флоры, несомненно входила в Мегаберингию; она была связана тесным обменом с другими очагами флорогенеза (континентальными, океаническими и переходными) и сама служила многоколейной трассой для расселения континентальных и океанических видов. Новые данные Васьковского, Волфа и других говорят о том, что в позднем неогене происходил обмен через Берингию таежными элементами флоры, включая древесные породы; однако роль местных автохтонных групп темнохвойных и светлохвойных деревьев, по-видимому, была определяющей и на северо-востоке Азии, и на северо-западе Америки.

Утреннее заседание 15 мая было посвящено проблеме проникновения человека в Америку (через Берингию) и палеогеографической обстановке, в которой оно происходило.

В. Хэйнес (Даллас, США) отмечает, что все точно датированные находки орудий охотников на мамонтов на юго-западе США (с желобчатыми дротиками, бифасами и т. д.) имеют возраст от 11.5 до 11 тыс. лет, обнаруживают сходство с каменной индустрией Сибири и Русской равнины и свидетельствуют о самостоятельной поздней инвазии человека из Вост. Сибири или об установлении контакта между охотниками Сибири и Америки в это время; прямой преемственности с более древними палеоиндейскими культурами не прослеживается.

Ч. Борден (университет Британской Колумбии, Канада) рассказал о новых находках стоянок охотников на мамонтов на территории Юкона, с датировками от 32 до 22 тыс. лет (время каргинского межледниковья и окончания предшествующей холодной фазы висконсина); каменные орудия не найдены, но обнаружены искусные изделия из кости. С началом поздневисконсинского похолодания охотники ушли на юг, где на западе США и Мексики известны археологические остатки с датировками 13—17 тыс. лет (севернее тогда существовал Кордильерский ледниковый щит). В самом конце плейстоцена на Аляску из Азии проникают представители «ранней бореальной традиции» — охотники и рыболовы, изготовлявшие каменные микролезвия, разнообразные изделия из кости (стоянка в верховьях Тананы около 11 тыс. лет назад); после деградации кордильерского ледника они смогли проникнуть в более южные районы Кордильер.

Ф. Х. Вест (Анкоридж, США) сообщил о результатах археологических раскопок последних 6 лет в Центральной Аляске (близ оз. Тангл), где обнаружено 150 стоянок, отображающих практически всю историю существования индейского населения на Аляске. Самая древняя серия стоянок демонстрирует мустьероидные традиции камен-

ной индустрии среднего палеолита (с бифасами и т. д.); вторая серия стоянок (с микропластинами и т. д.) отражает ориньякоидные традиции верхнего палеолита Евразии и приближенно датируется временем 10—8 тыс. лет назад.

Ю. А. Мочанов * и **С. А. Федосеева** (Якутск) рассказали о смене пяти археологических культур неолита в Якутии; все основные культуры датированы по C^{14}. Приводятся данные о проникновении в Сев. Америку двух таких культур — сумнагинской (6—5.5 тыс. лет назад и ранее; она и обнаруживает ориньякоидные традиции) и бельkачинской (около 3.5 тыс. лет назад), примерно совпавшим по времени с исчезновением этих культур на северо-востоке Азии. Все эти культуры принадлежали охотникам на лося (в тайге) и северного оленя (в тундре), переправлявшимся на Аляску через Берингов пролив, возможно, в зимнее время (по льду).

Доклад **В. С. Лафлина** (Коннектикут, США) посвящен эволюции алеутов в голоцене; подчеркивается типичная для племен беринговоморских охотников глубокая связь с природой побережий, наличие ориньякоидных традиций; предполагается расселение предков алеутов и эскимосов из Азии вдоль южного побережья Берингийского моста суши в конце плейстоцена, наличие у них общих генетических истоков с предками индейцев, глубокая дивергенция в связи с разным образом жизни в контрастных природных средах.

Ю. Г. Рычков (Москва) подчеркивает, что при обсуждении генетического родства аборигенных народов Сев. Америки и Азии следует учитывать также влияние природной среды на их эволюцию. Изучение концентрации многих независимых генов в коренном населении приморских и внутренних районов Сев. Азии и Сев. Америки показало значительное генетическое родство аборигенов Сев.-Вост. Азии и Сев. Америки, восходящее к эпохе более древней, чем неолитическая. За это время система современных популяций Сибири достигла огромного генетического разнообразия, во многом сопоставимого с мировой гетерогенностью человека, тогда как у лингвистически более древних беринговоморских народов возникло весьма ограниченное генетическое разнообразие, которое может быть достигнуто за какие-нибудь сотни (не более тысячи) лет эволюции. Эти и другие факты, приведенные в докладе, говорят о мощном стабилизирующем воздействии среды обитания приберингийских районов на генофонд человека.

Заключительное, вечернее заседание 15 мая было посвящено подведению некоторых итогов. С кратким синтезом материалов, доложенных на симпозиуме, выступили кураторы основных разделов программы; каждый из них выдвигал и некоторые особо актуальные вопросы для дальнейших исследований. **О. М. Петров** кратко резюмировал содержание докладов по геологии, **А. В. Ложкин** * и **Р. Е. Гитерман** — по палеоботанике, **Ф. Б. Чернявский** — по зоологии, **Ю. А. Мочанов** — по археологии. В более развернутых выступлениях **Б. А. Юрцева** и **А. В. Шера** была сделана попытка обобщения материалов разных разделов «берингиологии» по некоторым вопросам палеогеографии Берингии.

В дальнейшей дискуссии выступили **Д. М. Хопкинс** (прогноз проблем, которые будут обсуждаться на следующем берингийском симпозиуме; необходимость дальнейшего усиления международного сотрудничества в области проблемы Берингии), **А. И. Куренцов** (перспективность изучения берингийской зоогеографии насекомых для восстановления палеоландшафтов Берингии), **Ю. Г. Рычков** (изучение миграций и эволюции человека на фоне истории природы Берингии как раздел более общей проблемы «Человек и биосфера»), **В. Г. Гептнер** (огромное значение симпозиума для развития зоогеографии; глобальное значение проблемы Берингии), **Н. К. Верещагин** (важность изучения продуктивности палеоландшафтов).

Закрывая симпозиум, **В. Л. Контримавичус** отметил плодотворность проделанной работы и необходимость дальнейших тесных контактов между учеными разных стран. Он сообщил также, что труды симпозиума будут изданы параллельно на русском и английском языках в СССР и США.

Четвертый берингийский форум был наиболее представительным и поэтому открыл необычайно широкие возможности для обмена накопившейся за последние годы информацией между представителями разных научных специальностей, учеными разных стран. Поток информации был, пожалуй, чересчур плотным и явно превышал возможности аудитории быстро осмыслить ее, тем более что времени для дискуссий не оставалось. Поэтому очередной задачей «берингиологов» является усвоение и синтез этой богатейшей информации из разных областей знания, чему в немалой степени способствовало бы скорейшее издание трудов симпозиума.

В любом случае, «берингиология» как комплексная палеогеографическая дисциплина получила новый мощный импульс для своего дальнейшего развития.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1973.

УДК 581.526.53+633.2.03 : 006.22 : 006.12 : 001 (47+57)581.55 : 502.7

О РАБОТЕ СЕКЦИИ ТРАВЯНЫХ (ЛУГОВЫХ И СТЕПНЫХ) БИОГЕОЦЕНОЗОВ НАУЧНОГО СОВЕТА АКАДЕМИИ НАУК СССР ПО ПРОБЛЕМАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

L. M. ANANYEVA AND N. B. MALTSEVA. ON THE WORK OF THE GRASS (MEADOW AND STEPPE) BIOGEOCOENOSES SECTION OF THE U. S. S. R. ACADEMY OF SCIENCES SCIENTIFIC COUNCIL FOR THE PROBLEMS OF BIOGEOCOENOLOGY AND CONSERVATION OF NATURE

Секция травяных (луговых и степных) биогеоценозов была организована в декабре 1969 г. Научным советом Академии наук СССР по проблемам биогеоценологии и охраны природы. В заседаниях Секции принимают активное участие специалисты различного научного профиля (геоботаники, почвоведы, климатологи, микологи, актинометристы и др.), представители 25 научно-исследовательских учреждений Академии наук СССР, академий наук союзных республик, высших учебных заведений и других учреждений. Неизменно большое число участников на заседаниях Секции служит объективным показателем интереса к ее работе.

На заседаниях обсуждаются доклады о результатах исследований луговых и степных биогеоценозов различных природных зон страны. Учитывая, что в основе биогеоценологических исследований лежат многолетние разносторонние стационарные наблюдения, Секция стремится проводить свои заседания не только в центральных научных учреждениях (преимущественно в зимний период), но и на их стационарах (особенно в летнее время в полевой обстановке); там члены Секции могут непосредственно познакомиться с объектами и методами исследований.

На первом заседании Секции (Москва, декабрь 1969 г.) были заслушаны доклады организационного и проблемного характера. Заместитель председателя Научного совета **Н. В. Дылис** открыл заседание сообщением, в котором осветил цели и задачи Секции, ее права и обязанности по координации научных исследований травяных биогеоценозов. Он сообщил, что решением Научного совета председателем Секции назначен Т. А. Работнов (Московский университет), ученым секретарем — Л. М. Ананьева (Институт географии Академии наук СССР, Москва).

Т. А. Работнов сделал доклад «Основные предпосылки к составлению программы изучения луговых биогеоценозов». Он акцентировал внимание на узловых вопросах изучения травяных биогеоценозов — влиянии антропогенного фактора, энергетике, обеспеченности азотом, консортивных отношениях и др. Доклад (с учетом выступлений в прениях) опубликован в Ботаническом журнале (т. 57, 7, 1972). Совокупность вопросов, затронутых Работновым, важна не только в теоретическом, но и в прикладном отношении, а поставленные им общие вопросы, касающиеся луговых биогеоценозов, правомерны и в отношении степных биогеоценозов.

В прениях были сделаны некоторые дополнения и замечания к предложенной программе. Отмечено, что одной из главных задач Секции является определение общей направленности работ биогеоценологических стационаров в изучении продукционного процесса. Подобные исследования нужно вести комплексно, включая в них такие вопросы, как изучение физических факторов среды (абиотический компонент биогеоценозов), радиационно-теплового и водного режимов, геоморфологических, биологических и других факторов среды. Исследования должны проводиться как в основных типах биогеоценозов, так и в их антропогенных модификациях.

На следующем заседании Секции, которое проходило в Москве в апреле 1971 г., были заслушаны четыре сообщения. В докладах **Л. И. Номоконова** (Ростовский университет) и **К. А. Малиновского** (Природоведческий музей АН УССР, г. Львов) рассматривались соответственно результаты работ Нижне-Манычского (в пойме Нижнего Дона) и Карпатского биогеоценологических стационаров, их задачи, методика исследований, итоги работы. Секция одобрила в целом деятельность обоих стационаров, особо отметив работу Карпатского стационара как классический образец постановки биогеоценологических исследований; по поводу Нижне-Манычского стационара было высказано пожелание уделять больше внимания изучению абиотических факторов среды.

В сообщении **Ф. М. Воробьевой** (Тебердинский заповедник) «Изучение горнолесных и горнолуговых биогеоценозов по высотно-экологическому профилю» была изложена программа работ заповедника на 1971—1975 гг. Секция одобрила инициативу заповедника в проведении подобных исследований, сделала ряд критических замечаний в отношении выбора объектов исследования, методики и по другим вопросам. Перед дирекцией заповедника и Главным управлением охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР Секция поставила вопрос о научном руководстве этими исследованиями и привлечении к работе ряда специалистов (в частности, миколога, микробиолога и др.).

Одобрение участников заседания получило сообщение **А. Д. Арманда** (Институт географии АН СССР, Москва) о применении математических методов в комплексных исследованиях природных систем.

С 8 по 10 июля 1971 г. в Центрально-Черноземном заповеднике (Курская область) члены Секции ознакомились с итогами работ Курской экспериментально-полевой

базы Института географии АН СССР и Почвенного института Министерства сельского хозяйства СССР. Были заслушаны сообщения сотрудников Института географии АН СССР по следующим вопросам: радиационный и тепловой режим травянистых биогеоценозов — исследования на степном профиле (Н. Н. Самарина, Ю. Л. Раунер и Л. М. Ананьева); смыв почвы, водный баланс и транспирация травостоя и их связь с продуктивностью (Т. А. Савельева, А. М. Грин, Е. Н. Чернышев); продуктивность растительности и структура травянистых фитоценозов (В. Д. Утехин, В. П. Кашкарова); участие животных в биологическом круговороте (К. С. Ходашева); деятельность животных-фитофагов (Р. И. Злотин); почвенно-грунтовые условия произрастания лесов (Е. К. Дайнеко). Далее выступали сотрудники заповедника (Курская область). Директор заповедника **А. М. Краснитский** доложил об естественном возобновлении древесных и кустарниковых пород на многолетней залежи Казацкой степи, **В. А. Собакинских** — о продуктивности лесостепных растительных сообществ, **О. С. Игнатенко** — о флоре новых участков заповедника, **В. С. Жмыхова** — о смене аспектов в Стрелецкой степи.

Участники совещания познакомились с Центрально-Черноземным заповедником, Музеем природы, с экспериментальными площадками Института географии АН СССР и других институтов, проводящих работу на территории заповедника.

Секция отметила высокий уровень представленных докладов. Кроме общей информации, многие из них содержали критические оценки рассматриваемых вопросов и конструктивные предложения. Большое внимание было уделено сохранению режима заповедности, всемерному развитию его теоретических и методологических основ. Отмечалась необходимость дальнейшего совершенствования многолетнего сотрудничества Центрально-Черноземного заповедника с рядом научно-исследовательских институтов; при проведении экспериментальных работ и обмене научной информацией необходимо тесное комплексирование и регулярное обсуждение разных этапов исследований заповедника и научно-исследовательских институтов. Секция, отметив успехи комплексных работ Курской экспериментально-полевой базы Института географии АН СССР на территории заповедника, рекомендовала дальнейшее их развитие с целью получения синтезирующих выводов по динамике и структуре природных комплексов.

На четвертом заседании Секции (Москва, апрель 1972 г.) были заслушаны доклады **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилисский университет) «Об итогах работ Казбегского стационара» и **К. Д. Степановой** (Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток), «Об итогах работ Камчатского стационара». На Казбегском стационаре Ботанического института АН Грузинской ССР изучались фитоценозы субальпийского и субнивального поясов в основном в фенологическом и эколого-физиологическом аспектах. На Камчатском стационаре проводились исследования растительного компонента двух наиболее характерных для Камчатки типов лугов (крупнотравные с доминированием лабазника камчатского и вейниковые). В основном проводились геоботанические исследования, частично изучались радиационно-тепловой и водный режимы биогеоценозов.

При обсуждении работ указанных стационаров отмечалось, что они изучают только автотрофный элемент биогеоценозов и совсем не исследуют гетеротрофные организмы. Необходимо изучение климатических и гидрологических условий, почв, зоокомпонентов, микроорганизмов. Отсутствие ряда специалистов на стационарах существенно ограничивает возможности анализа биогеоценоза в целом и прогнозирования поведения биогеоценологических систем при их практическом использовании. Исходя из этого, Секция травяных биогеоценозов обратилась в Президиум АН Грузинской ССР и в Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР с предложением расширить программу исследований стационаров и превратить их из геоботанических в биогеоценологические.

В июне 1972 г. на стационаре «Отрадное» Ботанического института АН СССР (Ленинградская область) проходило очередное заседание Секции, на котором были доложены результаты многолетних комплексных исследований луговых биогеоценозов. С докладами выступили сотрудники Ботанического института АН СССР (Ленинград): **В. М. Понятовская** «О постановке и общей схеме работ по изучению биологической продуктивности на лугах Отрадного», **Н. Г. Горшина** «Микроклимат и термический режим почв опытных участков», **В. Н. Карпенко** «Роса в жизни луговых растений», **В. Н. Макаревич** «О методике изучения сезонной и погодичной динамики общих запасов растительной массы», **В. Д. Друзина** «Динамика зольного состава растительной массы на суходольных лугах», **А. О. Джалилова** и **В. П. Кириллова** «Об изучении морфологии травянистых растений в исследованиях по биологической продуктивности луговых сообществ», **Е. Д. Мирошниченко** «О методах учета качественных изменений и скорости разложения растительных остатков на лугах», **А. И. Сметанникова** «Эколого-физиологическая характеристика некоторых видов луговых растений». Члены Секции ознакомились со стационаром, с опытами, заложенными на многочисленных делянках и пробных площадях сотрудниками Отдела геоботаники и других лабораторий Ботанического института. Отдел геоботаники (Лаборатория экспериментальной фитоценологии) проводит исследования динамики, структуры и продуктивности луговых сообществ — естественных травостоев и разреженных посевов луговых трав; луга изучаются как при ежегодном скашивании, так и в условиях заповедного режима, а также при внесении удобрений. На фоне изучения условий внешней среды исследовались ритмы и закономерности образования и накопления растительной массы и разложения растительных остатков; изучалась также круглогодичная динамика структуры растительной массы с характеристикой зольного и биохимического состава

отдельных фракций, что позволило установить состав и массу вовлекаемых в биологический круговорот элементов питания растений. Вместе со специалистами из других учреждений велось изучение макромицетов, мхов, микроорганизмов, а также почв и почвенной фауны (преимущественно беспозвоночных), в небольшом объеме проводились климатологические исследования. Секция с сожалением констатировала прекращение на стационаре работ Почвенного музея и сокращение исследований микробиологов. Это существенно отразилось на получении комплексных данных биогеоценологического характера. Поэтому Секция сочла необходимым обратиться к дирекции Почвенного музея с просьбой продолжить уже поставленные на стационаре исследования почв.

В дальнейшем Секция предполагает ознакомиться с работой ряда биогеоценологических стационаров, проводящих исследования травяных биогеоценозов (Карпатский стационар Природоведческого музея АН УССР и др.). Наглядное знакомство с методикой и объектами исследований позволит объективно оценить позитивные и негативные стороны исследований на стационарах. Разработка единой программы биогеоценологических исследований будет способствовать их синхронизации в процессе изучения луговых и степных биогеоценозов различных природных зон страны, обеспечит сравнимость полученных результатов и даст возможность составления прогнозов развития природных систем.

Л. М. Ананьева и *Н. Б. Мальцева.*

Институт географии АН СССР,
Научный совет по биогеоценологии,
Москва.

Получено 3 V 1973.

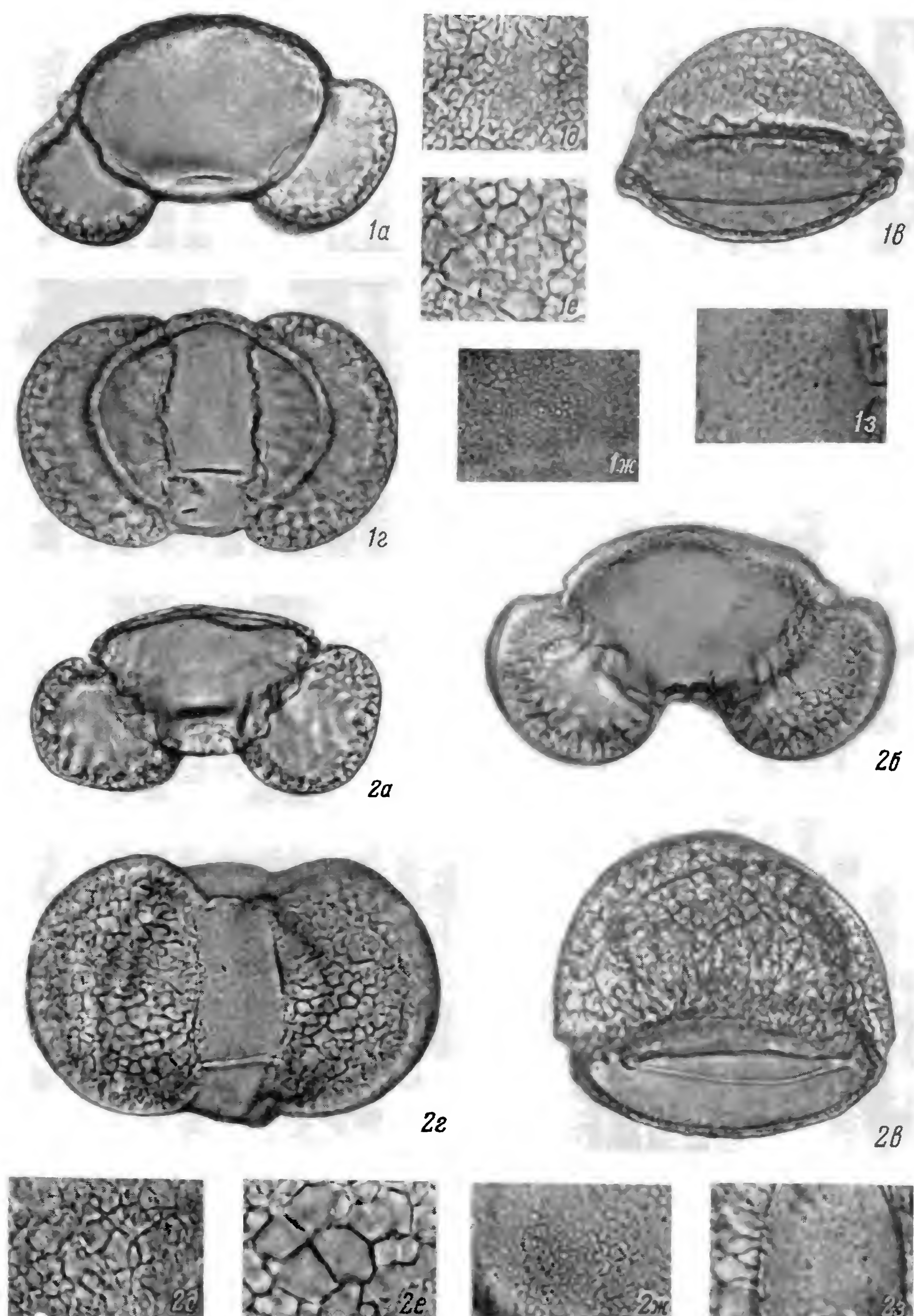


Таблица I

Пыльцевые зерна *Pinus cembra* L. (*1*) и *P. sibirica* Du Tour (*2*).
1, *а—г* и *2*, *а—г* — ×600; *1*, *д—з* и *2*, *д—з* — ×1000.

а—б — экваториальное положение пыльцевого зерна; *в* — латеральное положение; *г* — полярное положение; *д* — верхняя мелкая сетка на мешках; *е* — нижняя крупная сетка на мешках; *ж* — сетка на щите; *з* — лептома с бугорками.

К стр. 632

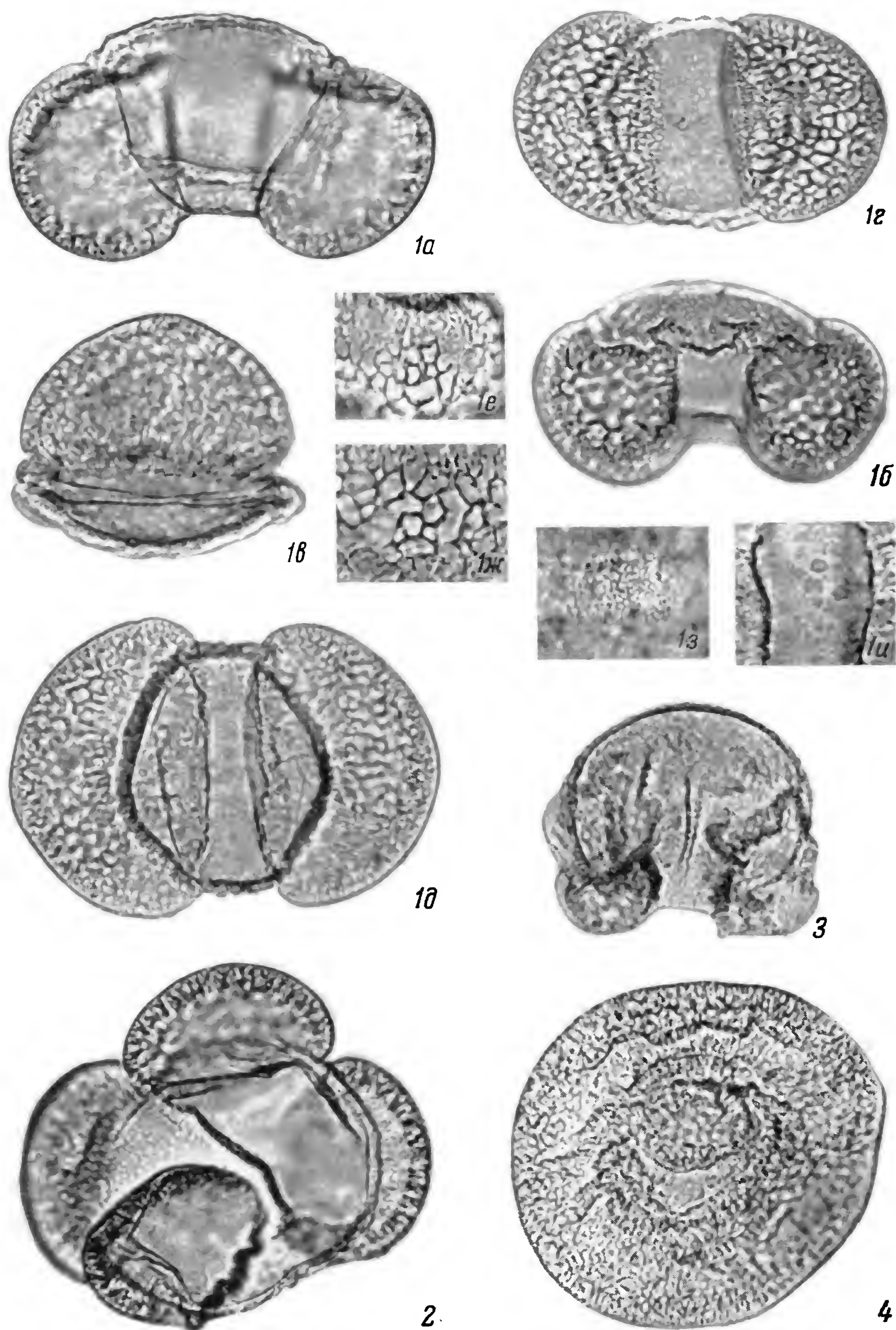


Таблица II

Пыльцевые зерна *Pinus pumila* (Pall.) Regel и деформированные и аномальные пыльцевые зерна других видов. *1*, *а—д*, *2*, *3*, *4* — ×600; *1*, *е—и* — ×1000.

1 — *P. pumila* — *а—б* — экваториальное положение пыльцевого зерна; *в* — латеральное положение; *г—д* — полярное положение; *е* — верхняя мелкая сетка на мешках; *ж* — нижняя крупная сетка на мешках; *з* — сетка на щите; *и* — лептома с бугорками. *2* — *P. sibirica* Du Tour — пыльцевое зерно с четырьмя воздушными мешками; *3* — *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. — деформированное пыльцевое зерно меньшего размера с неразвившимися воздушными мешками; *4* — *P. pumila* — пыльцевое зерно с одним круговым воздушным мешком.

К стр. 639

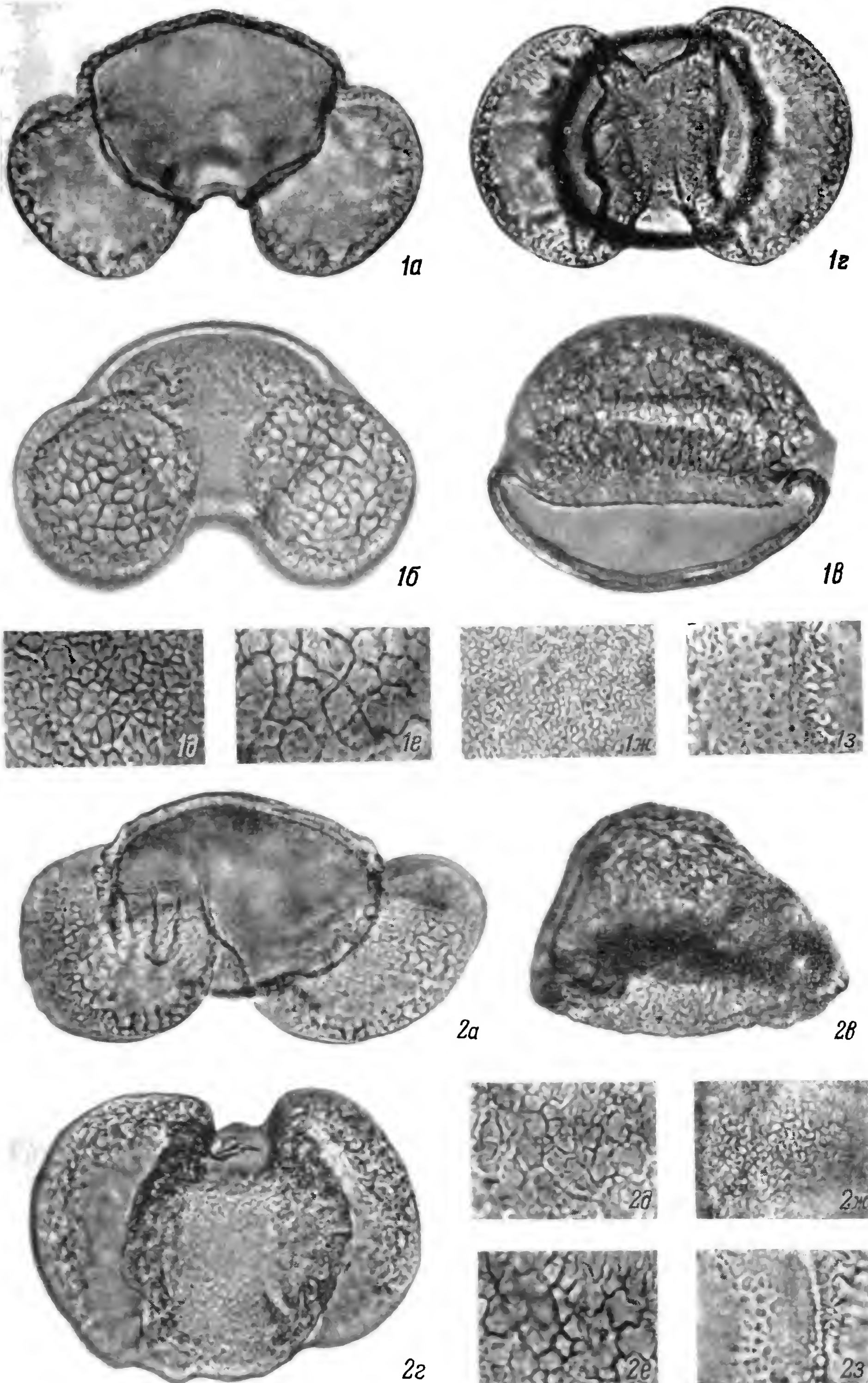


Таблица III

Пыльцевые зерна *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. (*1*) и *P. armandii* Franch. (*2*). *1*, *а—г* и *2*, *а—г* — ×600; *1*, *д—з* и *2*, *д—з* — ×1000.

а—б — экваториальное положение пыльцевого зерна; *в* — латеральное положение; *г* — полярное положение; *д* — верхняя мелкая сетка на мешках; *е* — нижняя крупная сетка на мешках; *ж* — сетка на щите; *з* — лептома с бугорками.

К стр. 641

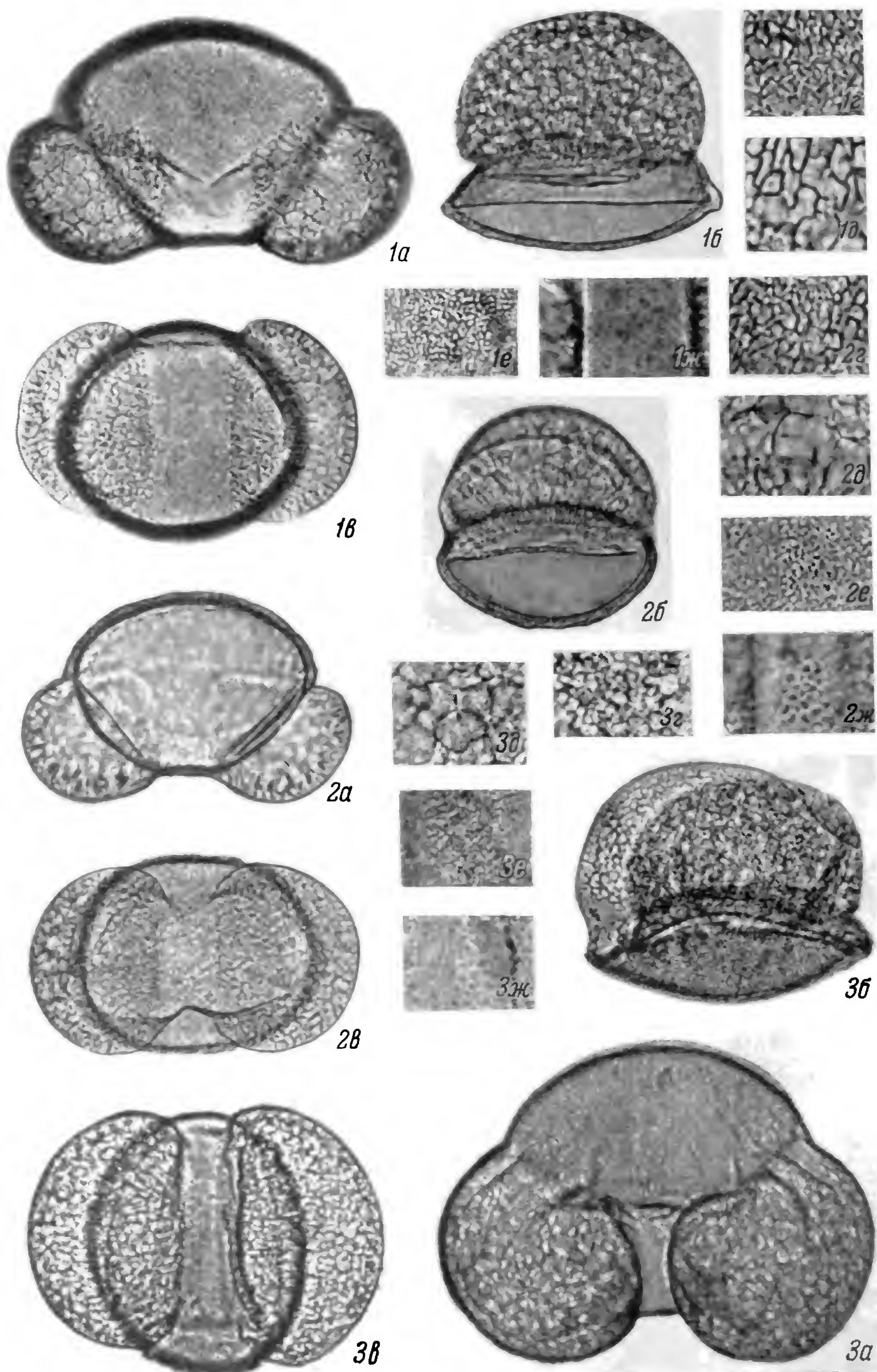


Таблица IV

Пыльцевые зерна *Pinus albicaulis* Engelm. (*1*), *P. flexilis* James (*2*) и *P. strobus* L. (*3*).
1, *а—в*, *2*, *а—в*, *3*, *а—в*—×600; *1*, *г—ж*, *2*, *г—ж* и *3*, *г—ж*—×1000.

а — экваториальное положение пыльцевого зерна; *б* — латеральное положение; *в* — полярное положение; *г* — верхняя мелкая сетка на мешках; *д* — нижняя крупная сетка на мешках; *е* — сетка на щите; *ж* — лептома с бугорками.

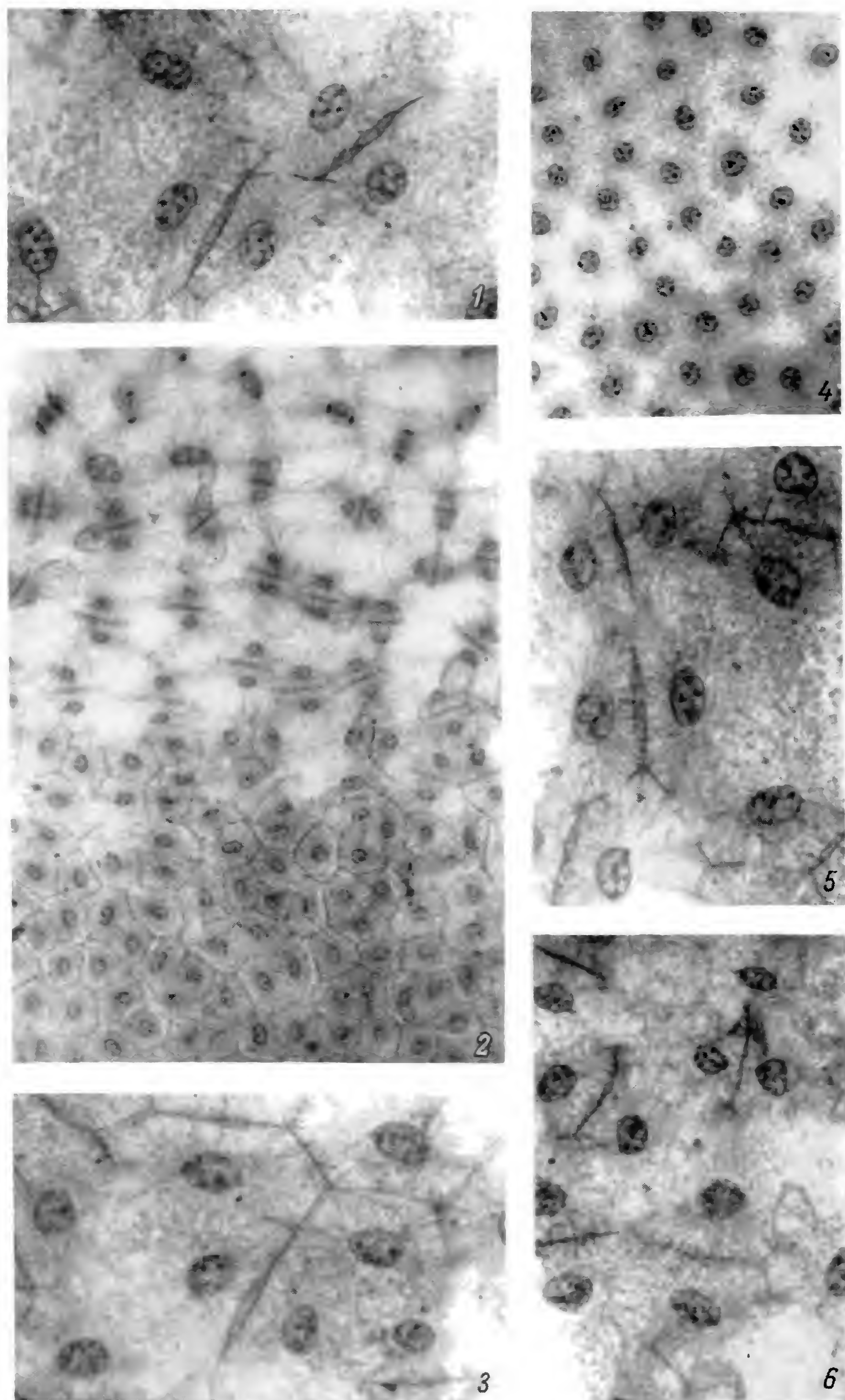


Таблица I

1 — четырехугольная фигура; заложение вторичных клеточных пластинок и их соединение в средней части вторичного фрагмопласта; 2 — клеткообразование в волне делений; 3 — первичная и вторичная клеточные пластинки соединились вдоль прямой линии; 4 — свободноядерный эндосперм; 5 — заложение и соединение клеточных пластинок; 6 — поворот клеточной пластинки, волнистость клеточных пластинок. (Гематоксилин Эрлиха; 1, 3, 5, 6 — ×470, 2 — ×180, 4 — ×120).

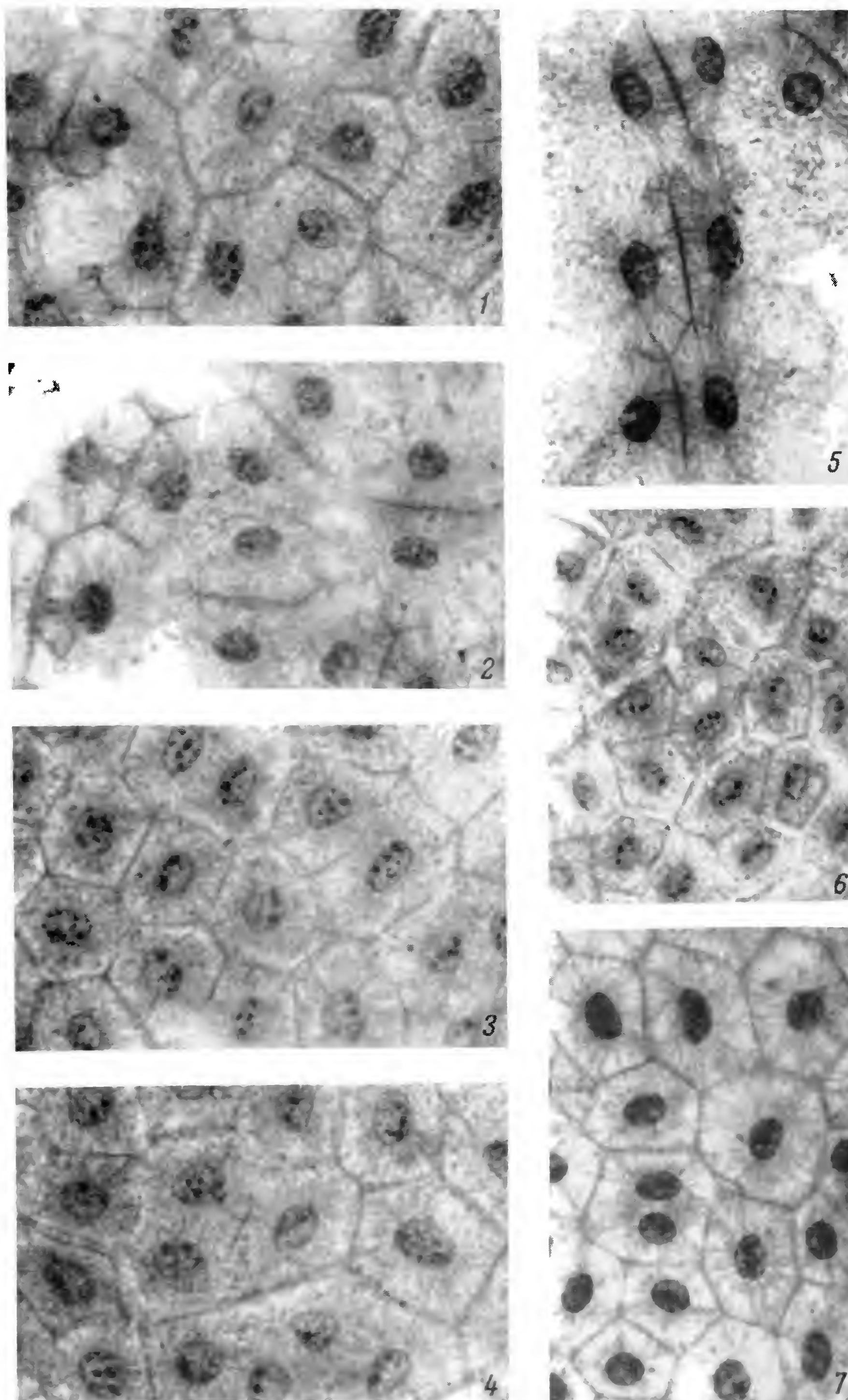


Таблица II

1 — в левой части рисунка к одной точке с разных сторон закладываются три клеточных пластинки; 2 — соединение вторичных клеточных пластинок вдоль прямой линии (в верхней части рисунка); 3 — двухъядерная клетка; 4 — трехъядерная клетка; 5 — заложение вторичных клеточных пластинок одновременно через весь вторичный фрагмопласт. 6 — заложение третичной клеточной пластинки в двухъядерной клетке; 7 — клеточный эндосперм. (Гематоксилин Эрлиха; 1—5 — ×470; 6, 7 — ×315).

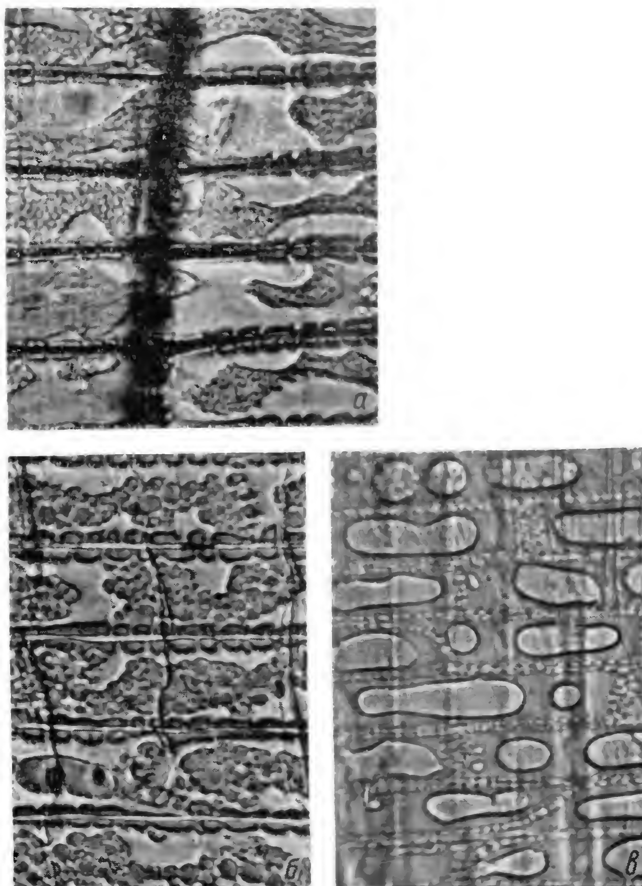


Рис. 1. Вакуолизация цитоплазмы в разновозрастных клетках сердцевинных лучей контрольных деревьев *Populus tremula* L.

а — наружные; *б* — средние; *в* — внутренние годичные слои заболони. Плазмолиз в 1М растворе сахарозы. Время анализа — осень

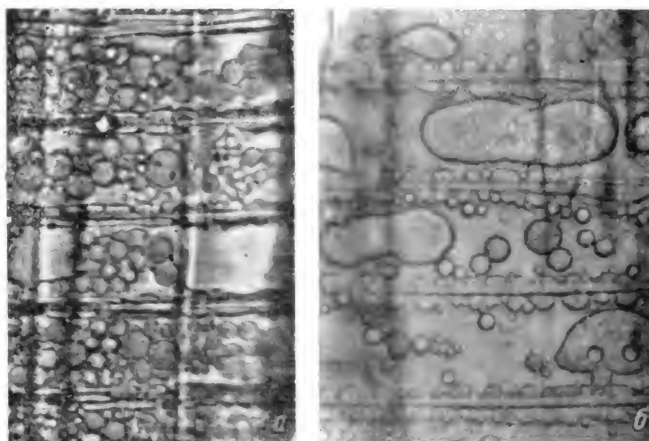
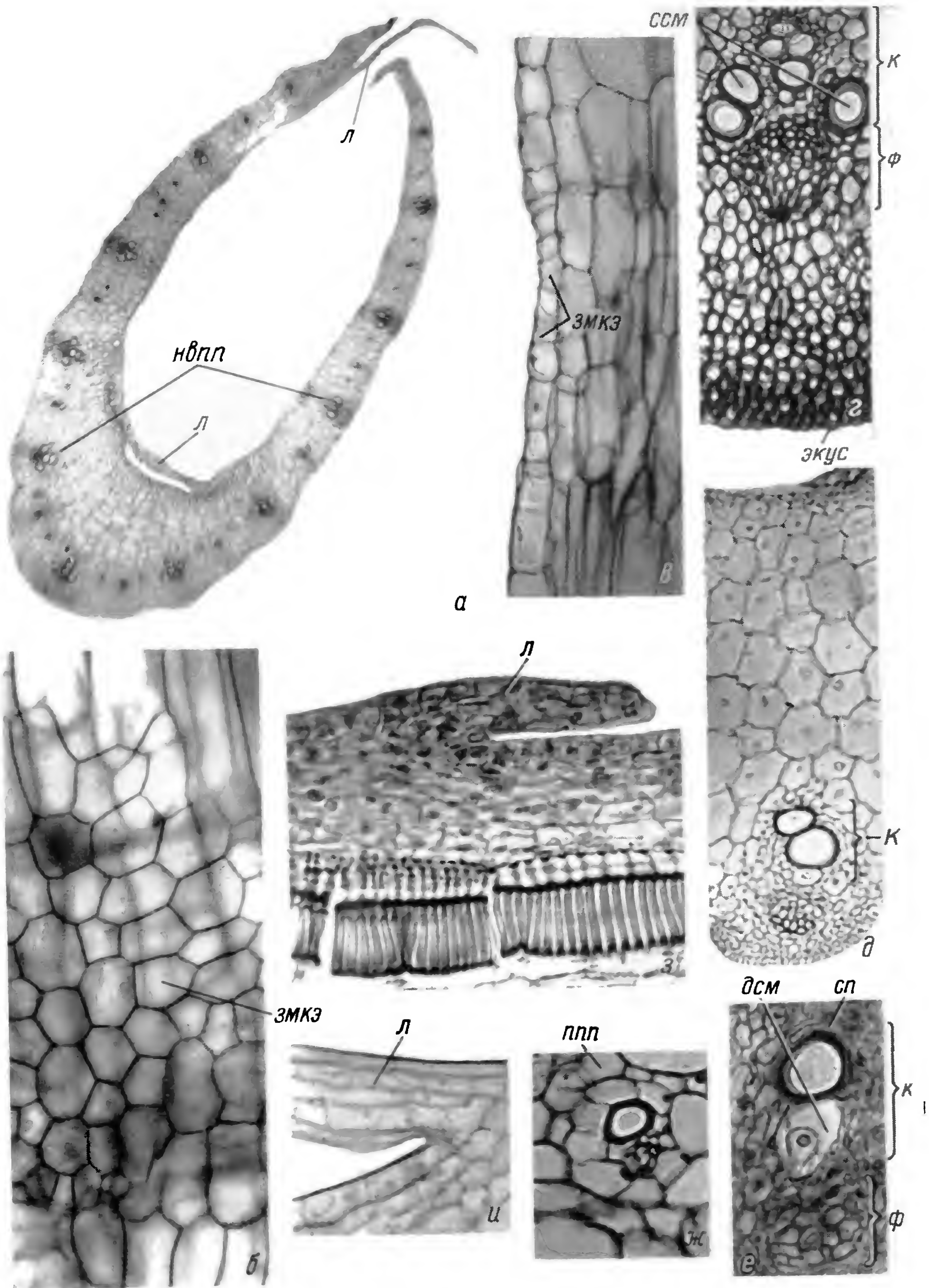


Рис. 2. Крупные вакуоли лучевых клеток в наружных (*а*) и в средних (*б*) годичных слоях заболони *Populus tremula* L., отмирающей под влиянием почвенного арборицида.



Таблица

Анатомия 4-го листа *Zea mays* L. сорта Московская ранняя в зоне перехода влагалища в листовую пластинку.

а — строение 4-го листа *Zea mays* в зоне перехода (поперечный срез, ×40); *б* — ряды меристематизированных клеток нижней эпидермы (плоскостной препарат, ×900); *в* — меристематизированные клетки нижней эпидермы (поперечный срез, ×600); *г* — строение зоны перехода в районе средней жилки со сформированным проводящим пучком (поперечный срез, ×200); *д* — строение зоны перехода в районе средней жилки в начальный период формирования листа (поперечный срез, ×160); *е* — дифференцированные и дифференцирующиеся сосуды метаксилемы и облитерирующийся сосуд протоксилемы непогруженного проводящего пучка (поперечный срез, ×400); *ж* — погруженный проводящий пучок (поперечный срез, ×600); *з* — лигула в начале ее формирования (продольный срез, ×400); *и* — мезофилл основания лигулы в конце формирования (продольный срез, ×450); *змкэ* — зона меристематизированных клеток эпидермы; *ппп* — погруженный проводящий пучок; *нвпп* — непогруженный (выступающий) проводящий пучок; *экус* — эпидермальные клетки с утолщенными стенками; *ф* — флоэма проводящего пучка; *к* — ксилема проводящего пучка; *дсм* — дифференцирующиеся сосуды метоксилемы; *ссм* — сформированный сосуд метаксилемы; *сп* — сосуд протоксилемы; *л* — лигула.

Vol. LIX *№ 5*

May, 1974

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ